Que ce soit dans les systèmes naturels ou dans les systèmes agricoles, la faune du sol est un régulateur important de la décomposition, du cycle des nutriments, de la dynamique de la matière organique et de la dynamique de l'eau, en relation avec ses habitudes alimentaires, le creusement de galeries et la formation de structures construites. Sous les tropiques, l'effet de l'action des termites et des vers de terre, que l'on nomme aussi

Les vers de terre, une ressource dans les agrosystèmes tropicaux

« les organismes ingénieurs du sol », est particulièrement prononcé, car leurs activités agissent sur la distribution de la matière organique dans le sol et sur la structure physique des sols. Ces organismes représentent donc une ressource qu'il faudrait inventorier et gérer de manière adéquate, comme le laissent entendre les résultats du programme Macrofauna, conduites sur six ans (1990-1996), avec des fonds de l'Union européenne. Des chercheurs de huit institutions, travaillant dans douze pays tropicaux en Amérique, en Afrique et en Inde se sont impliqués dans cette recherche. En tentant d'évaluer le potentiel que représentent les vers de terre dans les agroécosystèmes tropicaux humides, une enquête biogéographique à l'échelle mondiale a identifié les espèces capables de résister aux bouleversements causés par les travaux agricoles. Leur tolérance à une série de paramètres environnementaux a été estimée. Une base de données de 457 espèces de vers de terre de 28 pays, assortie d'éléments détaillés, géographiques, environnementaux et socio-économiques sur les sites de collecte a été élaborée. L'échantillonnage des peuplements de macro-invertébrés sur 73 sites a fait ressortir la dominance relative des vers de terre et l'impact des différents modes d'utilisation du sol. Certaines espèces de vers de terre sélectionnées ont été étudiées plus avant pour leur biologie, leurs caractéristiques démographiques et les effets qu'elles ont sur la croissance des plantes, la dynamique de la matière organique des sols et la structure de ces derniers. Ce travail a fourni une base à des techniques spécialisées fondées sur l'utilisation conjointe des vers de terre présents dans le sol et des déchets organiques de qualité médiocre pour améliorer les rendements agricoles.

PATRICK LAVELLE,
ISABELLE BAROIS,
ERIC BLANCHART,
GEORGE BROWN,
LIJBERT BRUSSAARD,
THIBAUD DECAËNS,
CARLOS FRAGOSO,
JUAN JOSÉ JIMENEZ,
KANYONYO KA KAJONDO,
MARÍA DE LOS ÁNGELES MARTÍNEZ,
ANA MORENO,
BETO PASHANASI,
BIKRAM SENAPATI
ET CÉCILE VILLENAVE

Dans les régions tropicales humides, l'agriculture atteint un point critique. La pression démographique crée un besoin sans précédent d'accroissement de la production alimentaire. En trente ans, cette dernière a globalement augmenté régulièrement. Dans certaines parties du monde, en Asie en particulier, elle a même progressé plus vite que la population ; en Afrique en revanche, la tendance est inverse.

Cette augmentation de la production alimentaire a été obtenue grâce à diverses méthodes, telles que l'accroissement de la surface cultivée à la suite du défrichage de vastes zones d'écosystèmes naturels, l'utilisation de nouveaux cultivars, d'engrais et de pesticides, et d'une mécanisation de plus en plus présente. Grâce à cette « révolution verte », des pays tels que l'Inde sont devenus exportateurs nets de denrées alimentaires.

Mais le problème est toujours présent. Sous les tropiques, certaines populations viennent d'entrer dans la phase de transition où le taux de croissance de la population commence de décroître. Il y aura, longtemps encore, des individus plus nombreux à nourrir et les tendances actuelles d'augmentation de la production alimentaire devront se maintenir pendant les vingt prochaines années au moins, si l'on en croit l'Organisation pour l'alimentation et l'agriculture (FAO). Les conditions de l'amélioration ont cependant beaucoup changé. Le potentiel de conversion de nouvelles terres à l'agriculture a baissé, ne serait-ce que parce qu'une grande partie des meilleurs sols est déjà cultivée, tandis que de nouvelles inquiétudes nées des changements climatiques et de l'érosion de la biodiversité freinent un peu ce mouvement. De plus, la plupart des pratiques agricoles actuelles ne sont pas viables à long terme ; les sols s'érodent et leur fertilité s'épuise à un rythme alarmant. Les techniques intensives qui, de toute façon, posent des problèmes écologiques, ne peuvent être davantage intensifiées. On le voit par exemple en Asie où la production du riz réagit moins bien aux engrais, tandis que s'accumulent les nitrates, susceptibles de devenir une source de pollution. En Inde, les plantations de thé souffrent de l'érosion et, là encore, la production stagne, en dépit d'une application d'engrais et de pesticides toujours croissante. Dans la plupart des pays tropicaux, les engrais et les autres intrants ne sont pas disponibles en grandes quantités et la production repose sur l'utilisation de ressources fertilisantes naturelles disponibles localement.

L'épuisement des réserves de matière organique du sol est un phénomène que l'on retrouve dans la plupart des pratiques agricoles : il a pour résultat une baisse significative de l'activité

Ci-dessus, espèce exotique adulte de vers de terre *Pontoscolex corethrurus*.

biologique et un risque accru d'érosion. Les peuplements d'invertébrés du sol sont ainsi fortement réduits dans les systèmes de culture annuels ; dans les systèmes de culture pluriannuels, la faune est peut-être plus active, mais sa diversité est moins importante. Dans la plupart des agroécosystèmes, matière organique et activités biologiques sont des ressources naturelles mal gérées, si tant est qu'elles le sont.

C'est dans ce contexte qu'opère depuis 1984 le programme Biologie et fertilité des sols tropicaux (TSBF). Il repose sur l'hypothèse centrale suivante : la manipulation des processus biologiques et des ressources organiques est susceptible de conserver et d'améliorer la fertilité du sol[1]. L'approche scientifique considère à la fois l'écosystème et les processus, et repose sur deux principes : 1) la faculté de gérer la fertilité du sol dépend de la connaissance mécanistique des processus biologiques qui régulent le flux des éléments nutritifs, la dynamique de la matière organique et les propriétés physiques du sol ; 2) pour être efficace, la gestion de la fertilité du sol doit être menée à l'échelle de l'écosystème et de la région ; elle doit intégrer les avantages de cette gestion aux objectifs et décisions de l'agriculteur, en harmonie avec tous les composants de l'écosystème.

Les premiers thèmes de recherche abordés dans le cadre de TSBF ont porté sur des sujets tels que la libération des éléments nutritifs à partir des apports de surface et des racines, en synchronisation avec les exigences de la croissance des plantes ou le rôle des ensembles fonctionnels de matière organique du sol dans la libération des éléments nutritifs, l'échange des cations et l'agrégation du sol. Les travaux sur la faune du sol visaient en particulier à expliquer son rôle dans la dynamique et la conservation de la structure physique et la dynamique de la matière organique. Parmi les projets mis en place, le réseau Macrofauna a été organisé pour évaluer le rôle et le potentiel de manipulation des peuplements d'invertébrés vivant dans le sol, en particulier les vers de terre, en adoptant une approche différente selon les divers groupes écologiques (figure 1, encadré 1)[2].

Pendant six ans, de 1990 à 1996, le réseau Macrofauna a mobilisé plus de 40 chercheurs et étudiants de douze pays, grâce au soutien par l'Union européenne (STD, DGXII) d'un projet intitulé « Conservation de la fertilité des sols dans les systèmes agricoles à faibles intrants des régions tropicales humides, par la manipulation des peuplements de vers de terre »[3, 4].

Nous présentons ici quelques indications sur le travail accompli dans le cadre de ce projet et ses résultats, notamment une étude biogéographique à l'échelle mondiale des vers de terre tropicaux, l'analyse de l'écologie des espèces et des peuplements, des actions des vers de terre sur les plantes et les sols, et la mise au point de techniques fondées sur l'utilisation des vers de terre dans l'agriculture tropicale.

UN INVENTAIRE MONDIAL

En 1994, 3 627 espèces de vers de terre avaient été recensées dans le monde, auxquelles s'ajoutaient en moyenne 68 nouvelles espèces chaque année[5]. On estime à quelque 7 000 espèces leur nombre total, la majorité des espèces inconnues étant sous les tropiques. Pour la plupart des espèces, la première description est la seule information disponible et l'on sait peu de chose, sinon rien, de leur distribution, leur écologie, leur démographie, leur physiologie et leur résistance aux perturbations.

Base de données des vers de terre tropicaux

Dans un tel contexte, nous avons cherché à identifier les espèces dotées d'un potentiel que l'on pourrait manipuler dans les agroécosystèmes tropicaux. Ces espèces devraient être largement distribuées, adaptées à une vaste gamme de conditions environnementales et édaphiques, tout en possédant une bonne résistance aux perturbations induites par l'agriculture. On a donc mené une étude approfondie sur des sites expérimentaux dans des régions tropicales sélectionnées. L'étude était fondée à la fois sur des prélèvements sur le terrain et sur des données publiées. Ce n'était pas là son objectif principal, mais elle a permis de découvrir et de décrire quelque cinquante espèces nouvelles.

Toutes les informations recueillies sont répertoriées dans une base de données (EWDBASE) qui réunit des connaissances sur la taxonomie et la distribution des espèces, le climat des régions et les variables édaphiques des sites. En 1997, EWDBASE comportait des informations sur 457 espèces, 745 localités et 836 sites répartis sur 28 pays. La plasticité de l'environnement est analysée en confrontant la distribution des espèces avec les données sur le climat (1 310 observations), les sols (818) et les modes d'exploitation des terres (1 755). D'autres fichiers interconnectés contiennent des informations sur la structure des peuplements de vers de terre et d'autres invertébrés, et sur le contexte socio-économique des sites étudiés.

Les données ont été analysées à trois niveaux géographiques : local, régional et mondial. À l'échelon local, les études montrent nettement comment les espèces indigènes de vers de terre survivent à l'utilisation des terres dans certains systèmes (ceux issus, par exemple, de la transformation des forêts tropicales caducifoliées en champs de maïs ou en pâturages à Panuco, Veracruz, au Mexique, en champs de maïs dans la région de Lamto en Côte-d'Ivoire, la conversion des forêts tropicales d'altitude de l'Inde en plantations de thé, ou des savanes des *llanos* de Colombie en pâturages). La transformation des forêts en pâturages ou en cultures annuelles a généralement des effets négatifs sur les peuplements de vers de terre qui ne se sont pas adaptés à des changements aussi brutaux de leur écosystème.

À l'échelle régionale, l'analyse s'est étendue à des zones telles que le Sud-Est du Mexique, le Nord du Rwanda et la région du Baoulé en Côte-d'Ivoire, où l'on a découvert des espèces indigènes largement répandues. La distribution à l'échelle mondiale des sites de recherche a permis d'établir la répartition et l'abondance des espèces exotiques. Enfin, nous avons intégré ces données dans une analyse générale qui a donné plusieurs résultats : une liste mondiale des espèces tropicales susceptibles d'être manipulées dans n'importe quel agroécosystème, des listes régionales centrées sur certains pays et agroécosystèmes ; enfin, une évaluation de la plasticité environnementale et édaphique des espèces étudiées.

Les espèces recensées par l'EWDBASE sont classées selon trois axes :

- la *biogéographie*, visant à distinguer les espèces indigènes des espèces exotiques ;
- la *distribution* selon les systèmes d'exploitation des terres, définis par la nature de la couverture végétale

Patrick Lavelle, Isabelle Barois, Eric Blanchart, George Brown, Lijbert Brussaard, Thibaud Decaëns, Carlos Fragoso, Juan Jose Jimenez, Kanyonyo ka Kajondo, María de los Ángeles Martinez, Ana Moreno, Beto Pashanasi, Bikram Senapati et Cécile Villenave

Encadré 1. Diversité fonctionnelle et rôle des vers de terre

Figure 1. Illustration des stratégies écologiques, diversité fonctionnelle et associations fonctionnelles des vers de terre.
Dessin de I. Fabbri, © UNESCO.

En se nourrissant, en creusant des galeries et en rejetant leurs déjections, les vers de terre modifient les propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol, et donc la capacité de ce dernier à entretenir la végétation. Les propriétés physiques du sol affectées par ces activités sont l'agrégation, la stabilité et la porosité, tandis que les propriétés biologiques et chimiques modifiées touchent au cycle des éléments nutritifs (surtout N et P) et aux taux de décomposition, à la forme chimique des éléments nutritifs dans le sol et à leur disponibilité pour les plantes : pH, dynamique des matières organiques, qualité et quantité, activité des micro-organismes et de la faune (y compris la production d'enzymes et de régulateurs de la croissance végétale), abondance, biomasse, composition des espèces et diversité de la faune et de la microflore. La production végétale, au-dessus du sol comme au-dessous, peut ainsi être affectée par les activités des vers de terre dans lesquels on peut reconnaître trois principaux groupes écologiques : épigés, anéciques et endogés (figure 1).

Les transformateurs de litière

Vivant dans la litière, les épigés ne créent pas de réseau de galeries dans le sol, aussi leur action se limite-t-elle aux quelques centimètres supérieurs de l'interface sol–litière. Ils sont essentiellement des « transformateurs de litière ». La réduisant en particules minuscules, ils en modifient la nature physique et chimique, faisant généralement baisser son rapport C/N (par leur respiration et leur assimilation), la rendant ainsi plus favorable à l'activité microbienne et à une décomposition plus poussée. La décomposition de la lignine elle-même est améliorée par les espèces de vers de terre des zones tempérées se nourrissant de litière.

Leurs déjections sont riches en matière organique et les taux de minéralisation élevés qu'on y mesure donnent à penser qu'il y a une meilleure disponibilité de ces éléments nutritifs (en particulier NH^+_4 et NO^-_3) pour les racines poussant dans cette zone et pour les racines superficielles qui peuvent absorber ces éléments, une fois qu'ils se sont infiltrés à partir de la couche de litière. Les populations fongiques peuvent être régulées jusqu'à un certain point par l'activité de ces vers de terre. Certains champignons peuvent aussi être dispersés, ce qui est particulièrement bénéfique dans le cas des mycorhizes vésiculaires arbusculaires, qui sont ainsi capables d'infester une plus large zone autour des racines pour le plus grand profit de la plante. On a fait peu d'études sur le rôle des vers de terre épigés pour la fertilité du sol et la production végétale sous les tropiques, aussi leur rôle, particulièrement celui des espèces indigènes dans les systèmes de forêt naturels, est-il encore quasiment inconnu.

Ingénieurs de l'écosystème

Les vers de terre anéciques et endogés sont des « ingénieurs de l'écosystème », exerçant souvent une action régulatrice dans la fonction du

sol. Les anéciques vivent dans des galeries permanentes, construites verticalement, allant jusqu'à plus de 2 m de profondeur dans certains sols, et s'ouvrant à la surface. Ces galeries sont souvent des voies ouvertes au flux de l'eau, de l'O_2 et d'autres gaz, et sont fréquemment enduites de mucus riche en protéines et de matière organique. On a montré qu'elles étaient dans de nombreux cas des voies toutes tracées pour la croissance des racines, particulièrement dans les couches les plus profondes. Les caractéristiques des systèmes de galeries des espèces anéciques tempérées sont bien connues, mais celles des vers tropicaux ont été beaucoup moins étudiées. De même, le rôle de ces derniers pour la fertilité du sol et la production végétale n'a pas non plus été étudié. Contrairement aux espèces endogées, ils se nourrissent surtout de la litière des plantes et, si l'on se fonde sur le travail effectué dans les climats tempérés, on peut supposer que, lorsqu'ils sont présents en nombres suffisants dans la biomasse, les vers de terre anéciques tropicaux jouent un rôle important dans la réduction des accumulations de litière en surface et accélèrent la décomposition, grâce à la réduction en fines particules qu'ils opèrent et au contact étroit entre sol et litière dans leurs turricules.

Le rôle des vers de terre endogés géophages dans la fertilité des sols tropicaux est beaucoup mieux établi. Ces vers, qui sont eux aussi des « ingénieurs de l'écosystème », assurent une régulation de bien des processus du sol en ingérant chaque jour, de 5 à 30 fois leur poids vif de particules organiques et minérales (ils choisissent en général les plus petites) en les excrétant sous diverses formes, creusant de nombreuses galeries dans les horizons supérieur et inférieur du sol, et établissant une relation mutualiste avec la microflore du sol dans leur système digestif.

Les vers de terre endogés ont des interactions complexes avec les micro-organismes du sol, qui leur permettent d'extraire des facteurs nutritifs d'éléments de faible qualité. Certaines espèces endogées sont capables de digérer diverses parties (en particulier les plus légères) de la matière organique du sol grâce aux enzymes qu'ils produisent, mais la plupart se nourrissent grâce à une relation mutualiste avec la microflore du sol ingéré. Ils y parviennent en ajoutant de grandes quantités (5–38 % du poids sec de sol ingéré) d'un mucus intestinal de faible poids moléculaire et d'eau dans leur appareil digestif, ce qui stimule la microflore ingérée et lui fait atteindre des niveaux élevés d'activité, facilitant la digestion de substrats organiques complexes, qui sont alors réabsorbés dans la partie postérieure du tractus digestif.

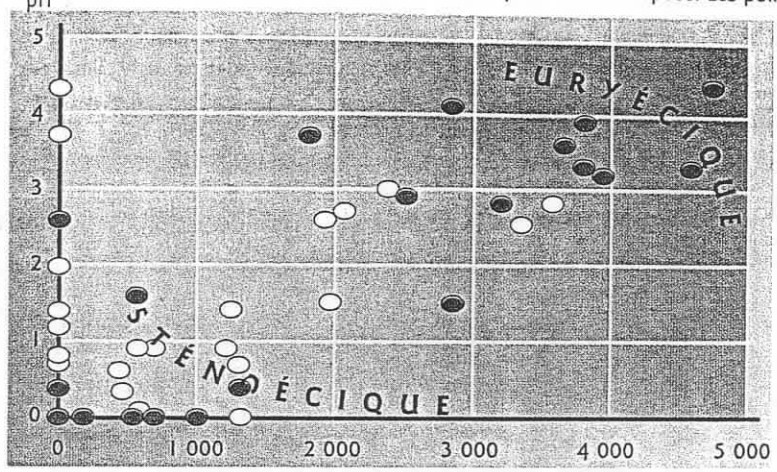


Figure 2. Plasticité environnementale des vers de terre exotiques et indigènes d'après leur fréquence selon les précipitations annuelles et les valeurs de pH. Chaque point représente une espèce. Les points situés dans le coin supérieur droit sont eurytopiques, tandis que ceux qui se trouvent dans le coin inférieur gauche sont sténotopiques. Les axes x et y représentent les échelles de valeurs respectives.

(forêts primaires ou secondaires, cultures annuelles ou systèmes agroforestiers) ;

- la *plasticité écologique*, qui permet de classer les vers de terre selon leur tolérance écologique (de sténoéciques à euryéciques).

Ces trois axes ont été combinés avec les trois échelles géographiques de l'analyse (locale, régionale et mondiale) afin de proposer les espèces les plus propices à la manipulation dans une région ou un pays donné, et dans une situation agricole particulière.

Vers de terre exotiques et indigènes des tropiques

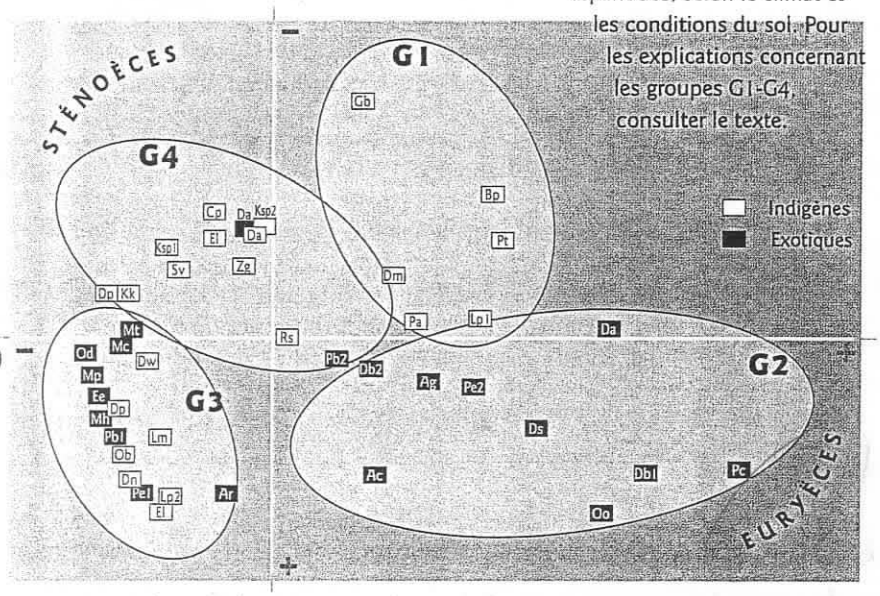
Des études anciennes, datant du début du siècle, ont attiré l'attention sur le nombre important d'espèces de vers de terre à distribution pantropicale. Les nombreuses observations d'espèces exotiques permettent une analyse de leur distribution sur les trois échelles (mondiale, régionale et locale) : certaines espèces largement réparties sur un continent peuvent très bien être limitées à tel système d'exploitation du sol ou se cantonner à des niches climatiques et édaphiques qui ne sont pas représentées dans tel pays ou sur tel continent.

À partir de l'EWDBASE et d'une relecture des ouvrages existants, nous avons identifié 51 espèces de vers de terre exotiques, communément réparties dans les pays tropicaux. Quinze sont des lombricidés venus de l'Europe tempérée, qui vivent uniquement dans les régions tempérées des tropiques, surtout en altitude. La plupart des autres espèces se trouvent dans des agroécosystèmes de basse altitude ; les données disponibles laissent penser que la plupart des espèces exotiques sont euryéciques (c'est-à-dire qu'elles présentent une bonne tolérance écologique) et s'adaptent à un vaste éventail de conditions environnementales.

La plupart des espèces indigènes ont une faible tolérance écologique et se cantonnent à des environnements naturels. Sur les 404 recensées dans l'EWDBASE, 274 se trouvent sur le même site, tandis que 207 existent uniquement dans des environnements naturels. Près de 40 % des espèces indigènes se rencontrent dans au moins un type d'agroécosystème, mais seule une faible proportion d'entre elles sont communément recensées dans les agroécosystèmes tropicaux, à l'échelle locale ou régionale.

Jusqu'à présent, nous avons identifié 21 espèces exotiques et 27 espèces indigènes, que l'on trouve régulièrement dans les agroécosystèmes tropicaux d'Asie, d'Afrique et d'Amérique tropicale. Il semble que ces espèces présentent un large éventail de tolérances climatiques et édaphiques, le degré de tolérance (par exemple la plasticité environnementale) étant plus marqué dans le groupe des exotiques, tant au niveau régional (niveau annuel des précipitations) qu'au niveau local (niveau du pH) (figure 2). En se basant sur les résultats d'une analyse en composantes principales et d'une recherche de groupements, ordonnant et regroupant les espèces indigènes et exotiques d'après leurs tolérances environnementales et édaphiques (figure 3), on peut distinguer quatre groupes : G1 se compose d'espèces indigènes présentant de grandes tolérances éda-

Figure 3. Analyse en composantes principales (ACP) et classification (UPGMA) d'espèces indigènes et exotiques largement répandues, selon le climat et les conditions du sol. Pour les explications concernant les groupes G1-G4, consulter le texte.



Exotiques
Ac *Amynthas corticis*
Ag *Amynthas gracilis*
Ar *Amynthas rodericensis*
Da *Dichogaster affinis*
Db1 *Dichogaster bolaui*
Db2 *Dichogaster barwelli*
Ds *Dichogaster saliens*
Ee *Eudrilus eugeniae*
Mc *Metaphire californica*
Mh *Metaphire houlleti*
Mp *Metaphire posthuma*
Mt *Metapheretima taprobanae*
Oo *Ocnerodrilus occidentalis*
Pb1 *Periscolex brachycystis*
Pb2 *Pheretima bicincta*
Pc *Pontoscolex corethrurus*
Pe1 *Peryonix excavatus*
Pe2 *Polypheretima elongata*

Espèces indigènes
Bp *Balanteodrilus pearsei*
Cp *Chuniodrilus palustris*
Dm *Diplotrema murchiei*
Dn *Drawida nepalensis*
Dp *Drawida paradoxa*
Dw *Drawida willsii*
El *Eminoscolex lavellei*
Gg *Gordiodrilus sp.*
Kk *Kamiella karnatakensis*
Ksp1 *Kondadrilus sp.1*
Ksp2 *Kondadrilus sp.2*
Lm *Lampito mauritii*
Lp1 *Lavellodrilus parvus*
Lp2 *Lennogaster pusillus*
Ob *Ochtochaetona beatrix*
Pt *Phœnicodrilus taste*
Pa *Protosapotecia australis*
Rs *Ramiellona strigosa*
Sv *Stuhlmannia variabilis*
Zg *Zapatadrilus guapotus*

phiques et des tolérances climatiques moyennes (grande plasticité locale, mais faible plasticité régionale), ce qui correspond à la majorité des espèces mexicaines indigènes les plus répandues ; G2 regroupe les espèces exotiques communes des tropiques qui présentent une grande tolérance climatique et édaphique (plasticité régionale et locale élevée) ; G3 inclut les espèces indigènes et exotiques à faible tolérance édaphique, mais qui sont plus résistantes aux variations climatiques (plasticité locale faible, plasticité régionale élevée) ; G4 regroupe les espèces peu tolérantes aux variables édaphiques et climatiques (faible plasticité régionale et locale).

Bien que cette analyse soit quelque peu biaisée par le nombre de relevés et la quantité de données disponibles (certaines espèces rarement rencontrées ont obligatoirement des gammes étroites), le résultat donne un cadre théorique pour la sélection des vers manipulables. Ainsi, G2 peut être considéré comme un groupe exotique polyvalent dont les représentants peuvent être utilisés dans la plus grande partie des agroécosystèmes tropicaux, à condition qu'ils y existent déjà. Ce sont les espèces les mieux adaptées à des conditions édaphiques peu favorables ; *Amynthas corticis, A. gracilis, Dichogaster affinis, D. bolaui, D. saliens, Ocnerodrilus occidentalis, Pontoscolex corethrurus* et *Polypheretima elongata*. Les deux dernières espèces citées sont endogées mésohumiques, ayant des effets importants sur les processus du sol.

De la même manière, G1 correspond aux espèces indigènes qui, pour un pays ou une région donnés, devraient être privilégiées dans les pratiques de manipulation, car elles représentent une faune originale, déjà bien adaptée (par exemple *Balanteodrilus pearsei, Lavellodrilus parvus, Phenicodrilus taste* et *Protozapotecia australis* au Mexique ; *Drawida paradoxa, Eutyphoeus incommodus* et *L. mauritii* en Inde ; *Eminoscolex lavellei, Stuhlmannia variabilis* au Rwanda).

Dans G3, on trouve les espèces susceptibles d'être manipulées dans plusieurs régions, mais dans le même type de substrat (par exemple, les espèces épigées indigènes des substrats organiques riches).

Enfin, G4 représente l'échelle de gestion la plus restrictive des espèces indigènes sténoéciques vivant dans un milieu donné et dans un certain type de sol. On peut les manipuler localement à condition qu'aucune pratique trop intensive ou destructrice ne soit utilisée. Tel est le cas par exemple des espèces de savane à Lamto (Côte-d'Ivoire) et Carimagua (Colombie), pour quelques-unes (mais pas toutes) des espèces des forêts de Yurimaguas (Pérou) et de plusieurs autres, présentes en Inde et au Mexique.

Au total, ces analyses indiquent que les espèces exotiques sont mieux adaptées que les espèces indigènes aux facteurs qui se modifient à l'échelle régionale ou continentale, comme les précipitations ou les températures. Outre la plasticité environnementale, deux autres raisons au moins peuvent expliquer la large distribution des espèces : la parthénogenèse et la dispersion historique par les hommes (encadré 2).

La plupart des espèces susceptibles de supporter les manipulations sont de taille moyenne, mesurant entre 10 et 15 cm. Elles sont surtout mésohumiques, endogées et épi-endogées, vivent dans le sol et se nourrissent d'un mélange de sol et de litière de surface, ou seulement de sol. On peut les considérer comme les « pierres angulaires » des agroécosystèmes. De petites espèces polyhumiques jouent parfois un rôle dans le système (pour le « décompactage », voir *infra*), mais elles ne sont pas indispensables dans le court terme. On rencontre souvent les espèces indigènes dans les agroécosystèmes tropicaux, en particulier dans les régions et les pays où les techniques agricoles à faibles intrants sont prédominantes (en Inde, par exemple), ou dans les zones où les précipitations annuelles sont trop faibles pour permettre l'invasion par des espèces exotiques qu'arrête une trop faible humidité (par exemple, des sites du Nord-Est du Mexique, avec des précipitations annuelles inférieures à 1 300 mm).

ÉCOLOGIE DES PEUPLEMENTS

Les peuplements de vers de terre résultent d'interactions entre les variables de l'environnement et les processus biologiques sur une très longue période. Les assemblages d'espèces particuliers, que l'on observe dans n'importe quel peuplement, sont le

reflet d'un système modelé par des forces sélectives, stochastiques et historiques[6]. Même si on ne connaît pas encore toutes les caractéristiques des peuplements des sols tropicaux, il semble que leur richesse spécifique soit à peu près équivalente à celle des zones tempérées[7]. En outre, on peut diviser les espèces entre quelques catégories écologiques représentatives d'adaptations particulières développées afin de vivre dans la litière (épigées), dans le sol (endogées) ou dans les deux à la fois (anéciques) (figure 1, encadré 1). La prédominance de l'un ou l'autre groupe est déterminée par une série de facteurs environnementaux hiérarchiquement déterminés[8]. Les contraintes phylogénétiques jouent sans doute, elles aussi, un rôle.

Les peuplements de macro-invertébrés

Pour évaluer l'importance relative des vers de terre dans les populations de macrofaune, on a soumis 73 peuplements de macro-invertébrés venant de 29 sites différents à l'analyse en composantes principales, afin d'identifier les grandes tendances de la composition et l'effet relatif du type de végétation, de la biogéographie et des modes d'utilisation de la terre. On a identifié trois groupes principaux, respectivement caractérisés par la dominance des termites, des vers de terre, ou des arthropodes de surface. Termites ou vers de terre semblent dominants dans la plupart des cas, bien que les peuplements de termites varient largement selon les domaines géographiques. Ils constituent des composants importants dans de nombreux sols d'Afrique et d'Australie, mais sont quasiment négligeables dans les sites étudiés en Amérique. Cela tient en partie aux limites de leur diversité fonctionnelle ; en Amérique du Sud, par exemple, on ne trouve pas de termites cultivant les champignons. Ces insectes sont aussi adaptés à une grande variété de systèmes semi-arides non représentés dans notre échantillonnage, car on n'y trouve pas de vers de terre. Ces derniers sont les plus abondants dans les milieux herbacés des zones humides ; ils décroissent dans les forêts et les zones sèches.

Les populations sont très influencées par les pratiques d'exploitation des terres. Les cultures annuelles sur des terres récemment défrichées présentent toujours des populations réduites de macro-invertébrés (figure 4). Ces sols ont une biomasse très faible (5,1 g de poids vif par m^2 en moyenne) et une diversité très restreinte. Vers de terre et arthropodes de surface sont les premiers à disparaître, car les espèces indigènes supportent rarement de grands bouleversements. Certains groupes de termites (les formes humivores en Amérique, mais pas en Afrique) tendent à se montrer plus résistants et forment une proportion importante de l'ensemble de la biomasse.

Les pâturages sont fonctionnellement identiques aux savanes. Ils sont très favorables au développement des vers de terre quand ils s'établissent dans des zones recevant de fortes précipitations annuelles, à condition que

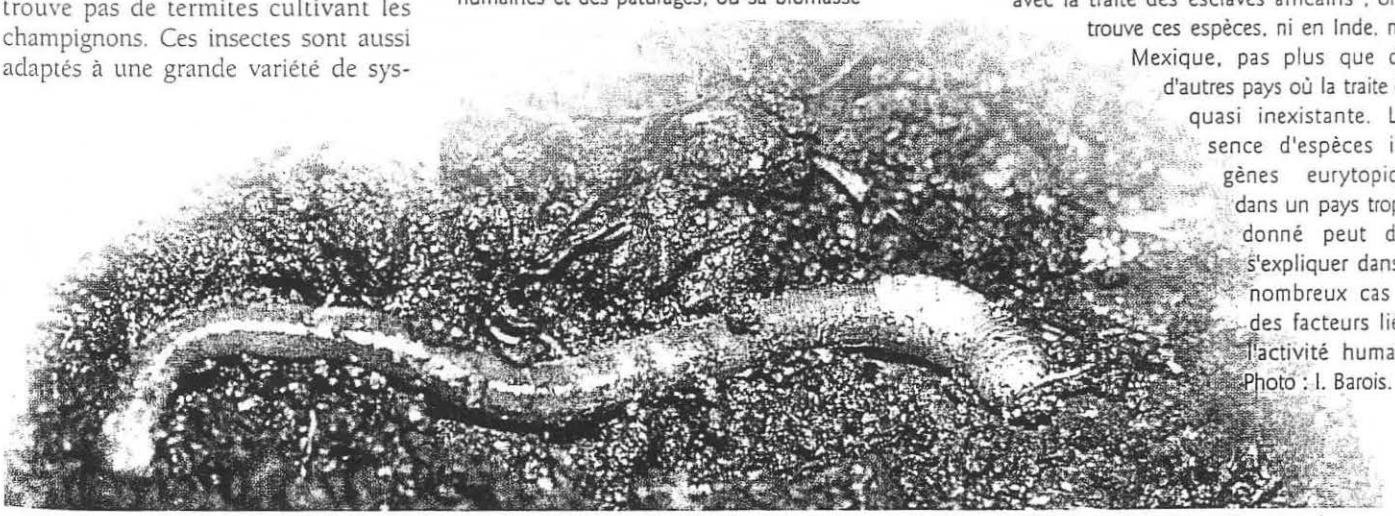
Encadré 2

Les espèces exotiques de vers de terre

Les espèces exotiques de vers de terre sont caractéristiques des agroécosystèmes tropicaux. Leur reproduction par parthénogenèse et leur dispersion historique par les humains sont une des explications de leur large distribution. Ainsi, presque toutes les espèces exotiques des zones tropicales humides sont considérées comme, au moins facultativement, parthénogénétiques et capables de produire des cocons non fertilisés viables. Les espèces indigènes, d'autre part, ne produisent de cocons viables que s'il y a eu fertilisation (avec quelques exceptions, comme *Phœnicodrilus taste* et *O. elegans*). La parthénogenèse semble donc être un déterminant essentiel de la vaste distribution géographique des vers exotiques. Un seul individu, un seul cocon peut engendrer toute une population si l'accouplement n'est pas nécessaire. Ici, un adulte de *Pontoscolex corethrurus* à Yurimaguas (Pérou).

Pontoscolex corethrurus est la plus répandue de toutes les espèces endogées exotiques dans les zones tropicales humides. Il est fréquent autour des installations humaines et des pâturages, où sa biomasse peut atteindre une tonne de poids vif par hectare. On en trouve également de vastes populations dans une grande diversité d'écosystèmes, ainsi que dans les forêts secondaires (et parfois « primaires ») et dans les cultures annuelles et vivaces. Ils supportent une grande variété de conditions pédologiques. Leur digestion est particulièrement efficace et des caractéristiques démographiques exceptionnelles leur permettent de coloniser rapidement des sites désertés par les espèces indigènes qui en ont été chassées, par exemple, par la déforestation. Leur fécondité atteint de 80 à 90 cocons par adulte et par an, c'est-à-dire de 10 à 50 fois plus que les chiffres observés pour les espèces indigènes. Un apparent manque de régulation par la densité semble laisser libre cours à de rapides augmentations de la densité de leur population et parfois à des pullulations qui risquent d'avoir des effets négatifs sur les sols.

La distribution des espèces exotiques a été très favorisée par la diffusion des plantes cultivées à l'échelle mondiale et par des pratiques telles que l'utilisation de terre en guise de lest à l'époque de la navigation à voile. Dans certains cas, il est possible de relier la distribution de certaines espèces exotiques à l'origine de la plante introduite et la nationalité du colonisateur. C'est ainsi que *Gordiodrilus peguanus* et *Eudrilus eugeniae* sont surtout recensés dans les anciennes colonies européennes qui, dans le passé, avaient des liens étroits avec la traite des esclaves africains ; on ne trouve ces espèces, ni en Inde, ni au Mexique, pas plus que dans d'autres pays où la traite était quasi inexistante. L'absence d'espèces indigènes eurytopiques dans un pays tropical donné peut donc s'expliquer dans de nombreux cas par des facteurs liés à l'activité humaine. Photo : I. Barois.



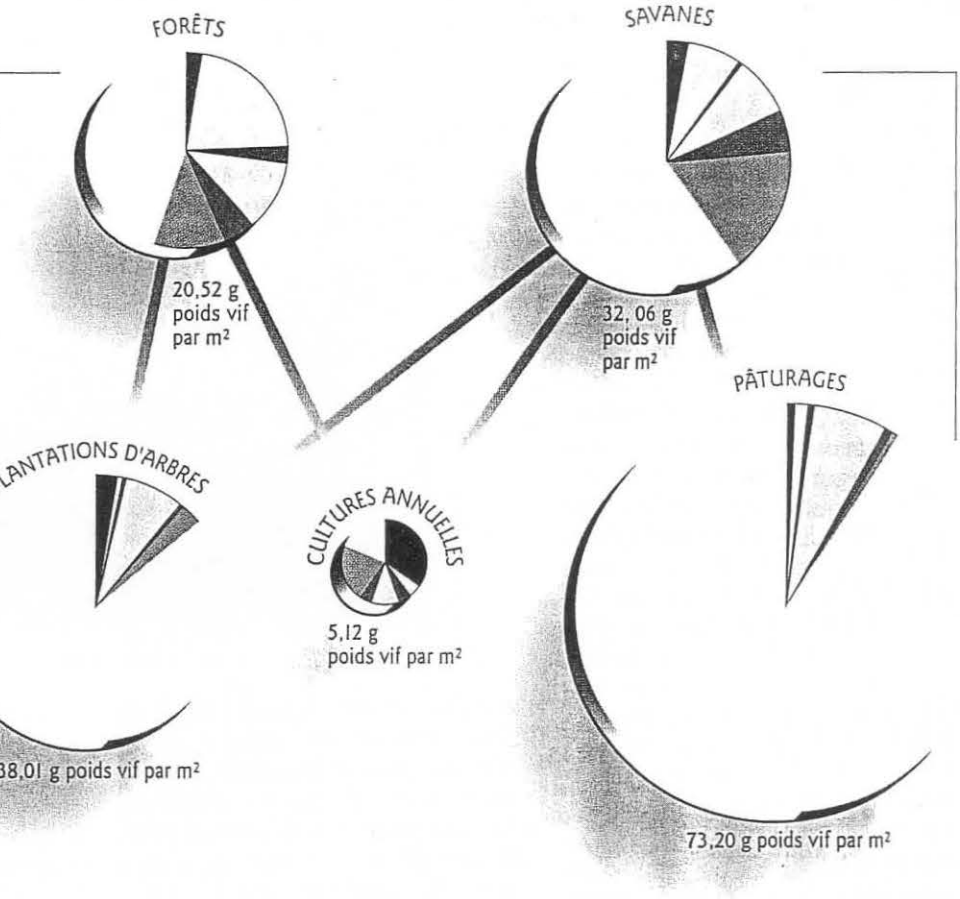


Figure 4. Composition des peuplements de macro-invertébrés du sol dans les savanes, les plantations arborées et les forêts tropicales. La surface des cercles est proportionnelle à la biomasse.

des espèces adaptables soient présentes. C'est en fait le cas dans de nombreux sites où les espèces migratrices ayant une distribution pantropicale (en particulier *Pontoscolex corethrurus* et *Polypheretima elongata*) connaissent des niveaux de biomasse variant de plusieurs centaines à 4 000 kg de poids vif par hectare[9]. Cependant, dans certains cas (par exemple en Inde et au Mexique), les espèces indigènes se maintiennent, atteignant des valeurs aussi élevées.

Les plantations d'arbres comme les palmiers sur un couvert de légumineuses herbacées, ou les cocotiers sur un sol couvert d'une couche de litière, abritent habituellement des peuplements nombreux et variés. Elles retiennent des composants de la faune originelle, car la structure d'ensemble est proche de celle d'une forêt dégradée. Néanmoins, les perturbations, notamment l'établissement d'un étage herbacé, fournissent des niches où peuvent s'installer des espèces exotiques.

En général, on s'aperçoit que la conservation de la richesse des espèces est mieux assurée lorsqu'un écosystème naturel est modifié tout en conservant sa structure originelle, comme par exemple une savane qui devient pâturage, ou une forêt transformée en système agroforestier (tableau I)[10, 11].

Les peuplements de vers de terre

Des analyses en composantes principales ont été mises en œuvre pour quantifier les attributs des peuplements de vers de terre dans 156 sols exploités et 73 écosystèmes naturels de 18 pays tropicaux d'Afrique, d'Asie et d'Amérique tropicale. Dans la plupart des écosystèmes, excepté les systèmes de cultures annuelles, les vers de terre constituaient entre 40 et 90 % de la biomasse de la macrofaune.

Cinq conclusions peuvent être tirées de cette analyse : d'abord, dans les cultures annuelles, les espèces exotiques sont largement dominantes dans toutes les régions ; ensuite, les pâturages sont fortement hétérogènes en ce qui concerne la domination des espèces indigènes ou exotiques ; troisièmement, les pâturages présentent des populations plus abondantes que les plantations d'arbres, sauf en Inde ; quatrièmement, toutes autres conditions étant égales, c'est la texture du sol qui détermine la structure des peuplements de vers de terre dans les agroécosystèmes (les endogés étant dominants dans les sols argileux, les épigés et les anéciques dans les sols sableux) ; cinquièmement, l'intensité des pratiques agricoles a des effets nuisibles sur l'abondance et la biomasse des vers de terre (avec une unique exception, celle d'un site des *llanos* de Colombie, après conversion de savanes en pâturages).

Tableau I. Évaluation de l'abondance des macro-invertébrés dans une forêt primaire et dans un pâturage dérivé de *Brachiaria humidicola* dans la région de Manaus[10] et dans une savane et un pâturage de *B. humidicola* + *P. phaseoloides* dans la région de Carimagua, sur les *llanos* de Colombie[11].

	Forêt tropicale (Manáos, Brésil)		Savane (Carimagua, Colombie)	
	Forêt	Pâturage	Forêt	Pâturage
Nombre de morpho-espèces	151	48	31-57	42-55
% d'espèces en commun	15		54	
Total de la biomasse (poids vif par m²)	51,5	51,2	15,3	28,8-62,5
Pourcentage de biomasse *P. corethrurus*	0	90	0	0

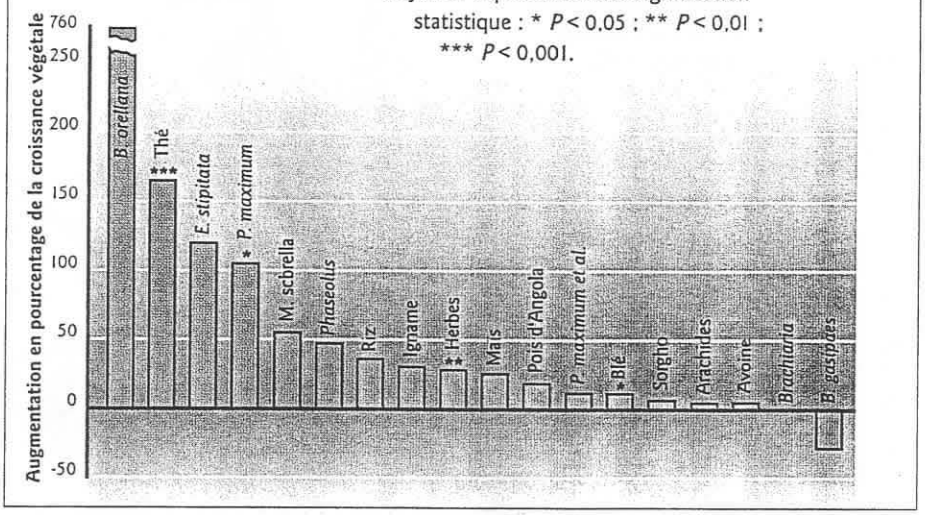
ÉCOLOGIE DES ESPÈCES

On a établi une liste de 42 espèces de vers de terre indigènes et exotiques, communes dans les agroécosystèmes tropicaux, capables de résister aux perturbations liées aux pratiques culturales et forestières, et de se multiplier jusqu'à former des populations considérables dans ces milieux. Les paramètres écologiques de base de 26 espèces ont été mesurés afin d'évaluer : leur capacité à coloniser de nouveaux milieux, fondée principalement sur des paramètres démographiques puisque la dispersion active (migration) est très limitée chez les vers de terre ; leurs effets à court terme sur la structure des sols, en étudiant l'ingestion sélective de particules minérales et organiques d'une certaine taille, et la production de déjections d'une structure donnée : leurs schémas de distribution horizontale, en particulier dans des environnements changeants ; leurs effets à court terme sur la minéralisation de l'azote et la transformation du phosphore dans les déjections. En utilisant l'analyse en composantes principales, on a ainsi isolé quatre groupes :

- des espèces endogées et anoéciques de grande taille (16-32 g de poids vif), avec une croissance lente (2 à 4 ans pour atteindre le stade adulte), fécondité faible (0,5-3,1 cocons par an et par adulte) et, à de rares exceptions près, un seul individu par cocon ;
- des espèces de taille moyenne (1,2-6 g de poids vif), ayant une fécondité intermédiaire (1,3-45 cocons par an et par adulte ;
- des espèces de petite taille (0,17-1,25 g de poids vif), surtout des endogées polyhumiques, avec une croissance rapide (3-7 mois), une fécondité intermédiaire (10-68 cocons par an et par adulte) et un ver par cocon ; la plupart des espèces étudiées (11 sur 26) figuraient dans ce groupe ;
- des espèces de petite taille (80-550 mg de poids vif), surtout exotiques et épigées, avec une courte période de croissance (1-3 mois), une très grande fécondité (50-350 cocons par an et par adulte) et jusqu'à trois éclosions par cocon.

Au stade adulte, tous ces vers ingèrent quotidiennement en moyenne trois fois leur poids sec de sol et, en un an, jusqu'à 1 000 tonnes de sol sec par hectare sont susceptibles de transiter par leurs systèmes digestifs ; 70 à 90 % des déjections sont déposés dans le sol et leur forme est soit grande et globuleuse, soit petite et granulaire. L'ingestion sélective de petites particules minérales (argiles) ou de grandes particules organiques concentre en général la matière organique dans les déjections. Le transit digestif a pour résultat une minéralisation significative de l'azote dans les déjections (6-29 %) et le contenu en phosphore minéral des déjections est toujours au moins de 30 % plus élevé que dans le sol non ingéré ; il semble que les vers exotiques minéralisent moins efficacement l'azote que les espèces indigènes.

Figure 5. Amélioration moyenne en pourcentage de la croissance de 17 plantes, due à l'action des vers de terre (sur un total de 28 expériences mettant en jeu 33 espèces de vers. Signification statistique : * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.



LES EFFETS DES VERS DE TERRE

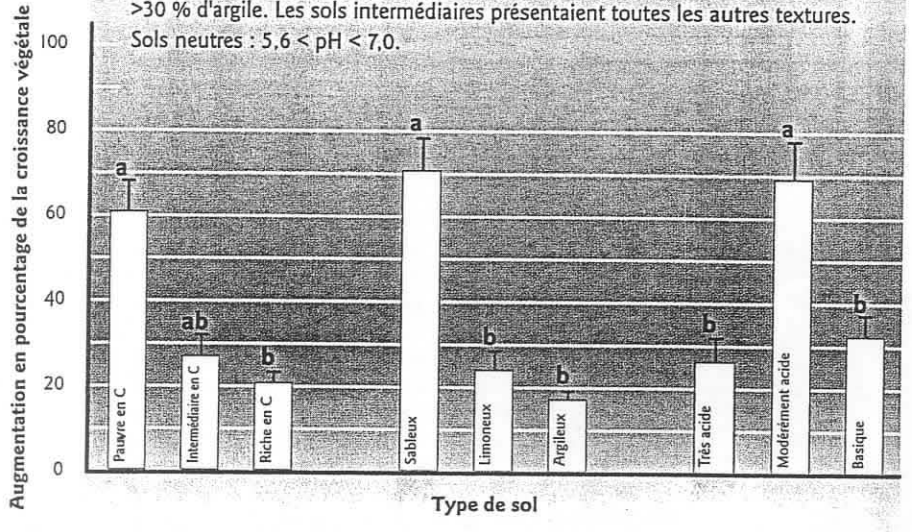
Stimulation de la croissance des plantes

Au cours des 100 dernières années, de nombreux chercheurs, travaillant principalement dans les zones tempérées, ont décrit les effets de quelques espèces largement répandues de vers de terre appartenant aux Lombricidés sur la production des plantes, en particulier dans un cadre agricole. Ils ont montré que les vers de terre stimulaient en général la croissance des plantes, même si, dans certains cas, on a pu observer des effets nuls ou même négatifs.

Dans le but de quantifier les effets des vers de terre tropicaux sur la fertilité des sols et la croissance des plantes, 18 expériences ont été menées, dans de petits modules (sacs et seaux en plastique) et de plus grands enclos (0,3 à 1 m²). Ces expériences ont été conduites dans cinq pays (Cameroun, Côte-d'Ivoire, Inde, Mexique, Pérou), avec 14 espèces de plantes, 6 principaux groupes de sols et au moins 11 espèces de vers de terre. Des données supplémentaires ont été collectées dans la littérature, et l'on dispose ainsi de 240 données, sur le changement en pourcentage (positif ou négatif) de la biomasse végétale au-dessus du sol, en présence de plus de 30 espèces de vers de terre. Dans la plupart des cas, la croissance des plantes a été améliorée (72 % des résultats se sont révélés positifs), en moyenne de +56 % ± 9 % (S. E.) pour les tiges et les feuilles ($P = 0,07$) et 36 % ± 9 % pour la production de grains ($P = 0,08$). Les plantes les plus sensibles ont été les semis d'arbres tropicaux (au Pérou), le thé (en Inde) et la graminée fourragère *P. maximum*, plantée à la fois en Australie et en Côte-d'Ivoire (figure 5). Les bienfaits qu'apportent les vers de terre semblent particulièrement probants dans la culture des plantes vivaces. Les plus fortes croissances ont été observées dans les sols très sableux (>65 % de sable et <11 % d'argile), pauvres en matière organique (<1,5 % C) et avec un pH modérément acide (5,5 < pH < 7) (figure 6).

L'effet sur les rendements des céréales est apparu proportionnel à la biomasse des vers de terre ; des effets significatifs se font sentir pour des valeurs voisines de 30 g de poids vif, bien que, dans des situations particulières, de très importantes biomasses d'une espèce unique de vers de terre, comme *Pontoscolex corethrurus*, puissent inhiber la production. Toutes les espèces n'ont pas le même impact. Les

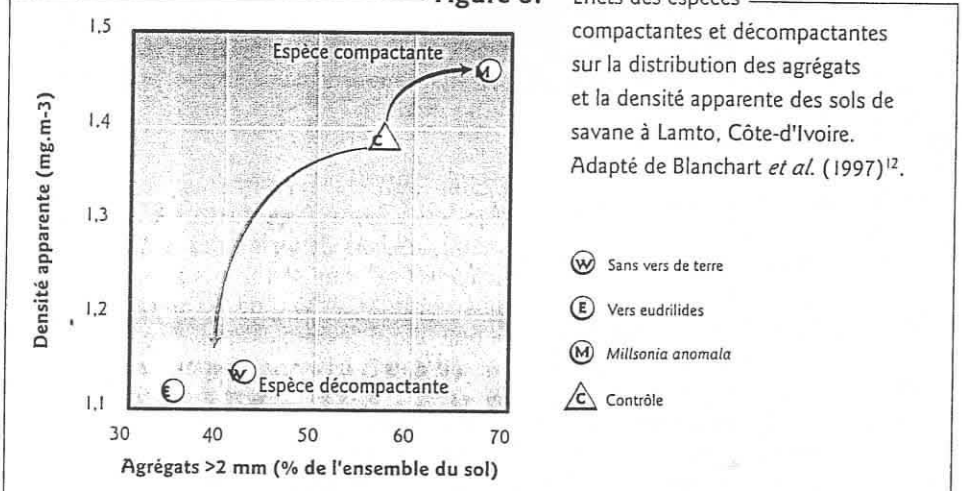
Figure 6. Accroissement moyen en pourcentage de la production des plantes, dû aux activités des vers de terre en fonction de la texture du sol, du contenu en C et du pH, à partir d'un total de 221 expériences. Sol pauvre : <1,5 % C ; sol riche : >3 % C ; sols intermédiaires : 1,5 % < C < 3 ; sols sableux : <65 % de sable et <11 % d'argile ; sols argileux : >30 % d'argile. Les sols intermédiaires présentaient toutes les autres textures. Sols neutres : 5,6 < pH < 7,0.



plus prometteuses sont *P. corethrurus* et *Drawida willsii*, introduites toutes deux avec des résultats spectaculaires en Inde et au Pérou. Les combinaisons d'espèces donnent de meilleurs résultats dans la stimulation des plantes, comparées à l'emploi de populations appartenant à une seule espèce.

De nombreux mécanismes jouent un rôle dans la stimulation de la croissance végétale ; cela va des effets à grande échelle sur la structure du sol et la disponibilité d'éléments nutritifs, à l'accentuation de l'infection mycorhizienne, ou à la lutte contre les nématodes parasites des plantes. Pour obtenir des résultats optimaux, il faut synchroniser les activités des vers de terre, à la fois dans l'espace (aux alentours de la racine) et dans le temps, en veillant aux exigences de la croissance des racines et à l'absorption d'éléments nutritifs. De plus, quand on doit introduire des vers de terre, il faut ajouter un ensemble d'espèces adaptées, ainsi qu'un nombre et une biomasse suffisantes, pour que leur population puisse atteindre un chiffre stable, qui provoquera l'émergence de propriétés favorables au sol, assurant les effets désirés sur la production des plantes. Une fois que les vers de terre sont installés, un système de culture dynamique – avec des rotations de plantes à cycle long, ou des plantes vivaces, et l'addition de matière organique – entretiendra de façon durable les effets bénéfiques de l'activité des vers de terre.

Figure 8. Effets des espèces compactantes et décompactantes sur la distribution des agrégats et la densité apparente des sols de savane à Lamto, Côte-d'Ivoire. Adapté de Blanchart *et al.* (1997)[12].



Effets sur la structure du sol

Les vers de terre ont un effet marqué sur la structure du sol et sur ses propriétés physiques (Figure 7). On les considère généralement comme des agents favorisant l'infiltration de l'eau et qui préviennent l'érosion en renforçant l'agrégation, en augmentant la porosité et en affermissant la rugosité de la surface. Les aneciques creusent des réseaux serrés de galeries ; les endogés déposent dans le sol 70 à 90 % de leurs déjections et contribuent grandement ainsi à la conservation des structures en macro-agrégats.

Tous les vers de terre endogés n'ont pas les mêmes effets sur les propriétés des sols. Les « espèces compactantes », qui produisent des déjections de taille centimétrique et compactes, contrastent avec les « espèces décompactantes », qui se nourrissent, au moins partiellement, desdites déjections, ou d'autres macro-agrégats, et rejettent des structures plus petites et plus friables (Figure 8)[12]. L'association de ces deux types semble nécessaire dans la régulation de la porosité du sol et de ses propriétés hydrauliques. La dominance excessive de l'un ou l'autre type semble affecter significativement la modification et les propriétés du sol.

Dans un cas observé en Papouasie-Nouvelle-Guinée, le développement considérable de populations de *Pontoscolex corethrurus*, espèce compactante, a eu des effets négatifs sur la structure du sol (empêchant l'infiltration et détrempant les sols), qui ont fini par entraîner un déclin de la production végétale. Nous avons observé des traits semblables dans les expériences que nous avons menées dans un pâturage à Manaus, où l'invasion par *P. corethrurus* de niches abandonnées par de nombreuses espèces forestières qui avaient été éliminées, a entraîné un compactage important du sol, empêché l'infiltration de l'eau et entraîné une réduction de la croissance végétale[13].

L'action des vers de terre sur la structure du sol est d'une importance extrême ; elle se fait sentir en très peu de temps (quelques semaines ou quelques mois), grâce à ses effets immédiats sur la dynamique de l'eau et sur le contrôle de l'érosion. À plus long terme, l'agrégation exerce un impact considérable sur la dynamique de la matière organique du sol, car on a démontré que les déjections compactes sont des microsites dans lesquels la

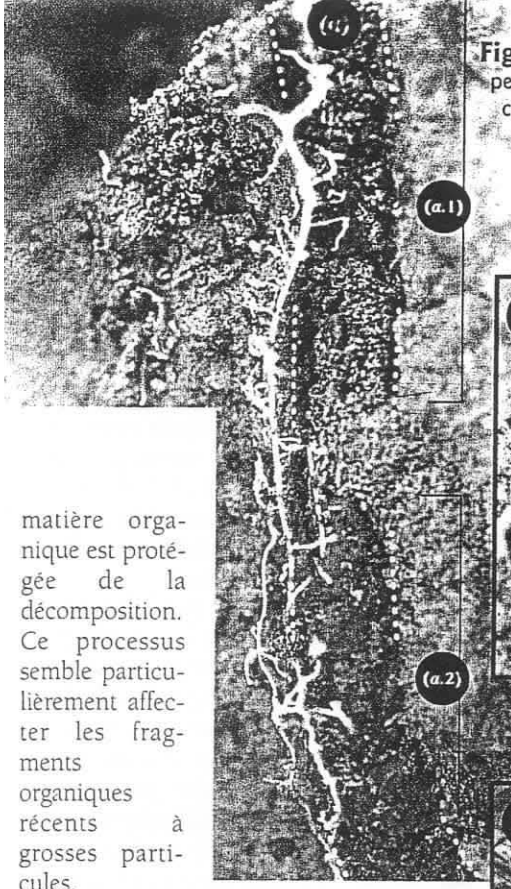
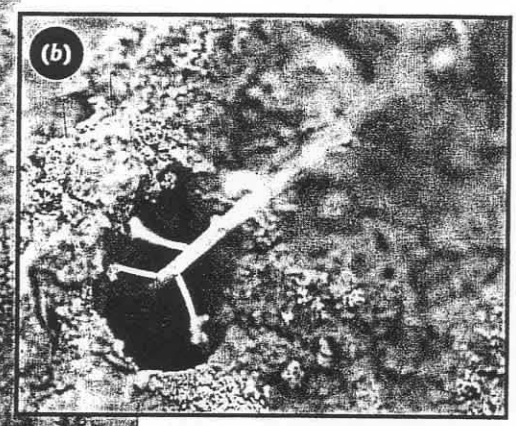


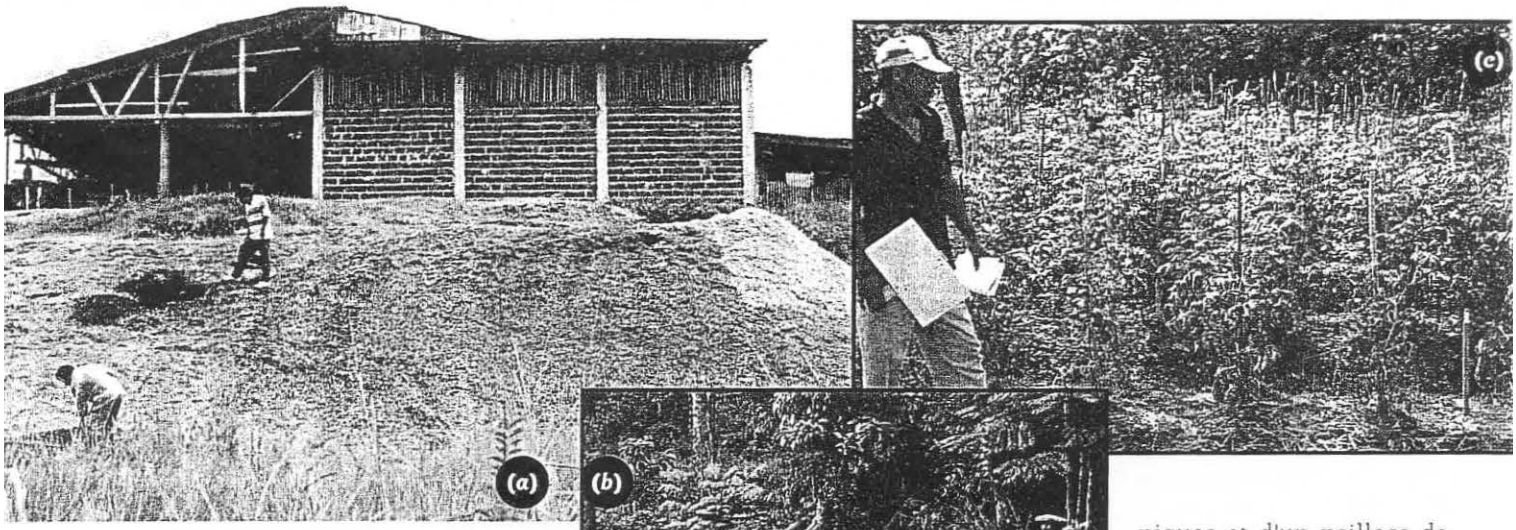
Figure 7. La structure du sol et ses propriétés physiques peuvent être nettement affectées par l'activité des vers de terre. Très souvent, ces derniers s'avèrent être des agents de changement favorables, leurs activités allant du mélange des différentes couches du sol à l'accroissement de la porosité de l'ensemble et de sa cohésion, et à l'amélioration de l'infiltration de l'eau. (a) Galerie du grand ver anécique *Martiodrilus carimaguensis*, remplie de déjections qui sont absorbées par de petits vers de terre polyhumiques. Les éléments nutritifs libérés sont exploités par une racine qui emprunte la galerie. (b) Photographie verticale d'une racine pénétrant dans une galerie de *Martiodrilus carimaguensis*, dans la savane de Carimagua en Colombie. (c) De volumineuses déjections globulaires, telle est souvent la marque des vers de terre endogés. Les déjections de *Dichogaster terrae-nigrae*, comme ici à Lamto en Côte-d'Ivoire, concentrent l'azote et le phosphore assimilables à des niveaux cinq à sept fois supérieurs à ceux existant normalement dans le sol. (d) La compacité du sol et la diminution de l'infiltration figurent parmi les effets négatifs que l'on peut associer à la présence de populations appartenant majoritairement à une seule espèce, comme ici avec l'espèce « compactante » *Pontoscolex corethrurus*, dans des pâturages dégradés près de Manaus. Après la conversion de la forêt en pâturages, une invasion de *P. corethrurus* dans les niches abandonnées par les espèces forestières éliminées a provoqué un grave compactage du sol, empêché l'infiltration de l'eau et réduit la croissance des plantes.
Photos : P. Lavelle et A. Chauvel.

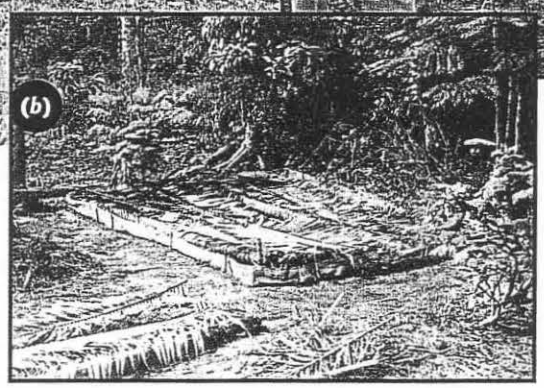


matière organique est protégée de la décomposition. Ce processus semble particulièrement affecter les fragments organiques récents à grosses particules.

Au cours de nos expériences, dans le cadre du projet Macrofauna, nous avons prêté une attention particulière à l'action des vers de terre sur les paramètres physiques du sol, car nous voulions mettre deux hypothèses à l'épreuve : la première, que l'action des vers de terre sur la porosité du sol et son agrégation améliore l'aération et la dynamique de l'eau d'une manière qui favorise la croissance des plantes ; la seconde, que la protection de la matière organique du sol dans les macro-agrégats (déjections) contribue à la conservation des éléments nutritifs, améliorant ainsi la durabilité du système. Nous avons mis en œuvre deux séries d'expériences, afin de vérifier ces hypothèses ; certaines en pot (de trois à six mois) et d'autres sur le terrain (de un à trois ans). Elles ont été menées dans six sites : Lamto (Côte-d'Ivoire, ultisol sableux), La Mancha (Mexique, regosol sableux) Yurimaguas (Pérou, ultisol sableux), Manaus (Brésil, oxisol argileux kaolinisé), Sainte-Anne (Martinique, vertisol), et Iyerpadi (Inde, oxisol). Nous avons obtenu quatre catégories de résultats.

- Dans les sols à kaolinite (Lamto, Manaus, Yurimaguas), quel qu'ait été le contenu argileux, les vers de terre endogés jouent un rôle considérable dans la formation et la conservation de la structure du sol, tandis que dans les sols smectitiques (Martinique), leurs effets ne sont pas aussi nets. Par exemple, dans les vertisols martiniquais, les effets des racines et des matériaux organiques semblent prédominants pour le développement de la structure des sols et les vers de terre ne jouent qu'un rôle secondaire.
- Deuxièmement, les vers de terre endogés exercent des effets puissants et multiples sur les propriétés du sol. Les grandes espèces « compactantes » comme *Pontoscolex corethrurus* ou *Millsonia anomala* rejettent des déjections volumineuses et compactes (globulaires). Ils augmentent la proportion de gros agrégats dans le sol, ainsi que la densité apparente. D'autre part, les petits vers de terre filiformes « décompactants » se nourrissent au moins partiellement des déjections volumineuses compactes des vers de terre du premier groupe et rejettent des agrégats plus petits et friables (déjections granulaires). Ils réduisent la proportion de macroagrégats et la densité apparente du sol. L'effet des espèces « compactantes » sur la formation de la structure du sol semble lié à la présence de résidus organiques à la surface, qui détermine la stabilité des déjections. Dans les agroécosystèmes de Yurimaguas (Pérou), où l'activité de *P. corethrurus* est intense, la cohalescence des déjections présentes à la surface forme une croûte compacte qui réduit l'infiltration de l'eau dans les systèmes où l'on n'introduit pas de résidus organiques. En présence de résidus orga-





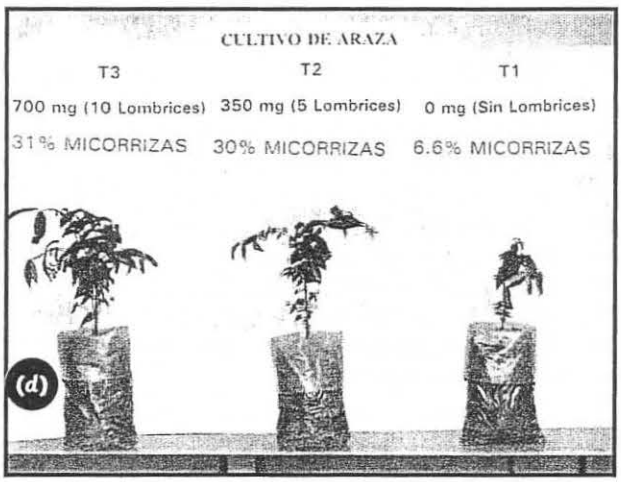
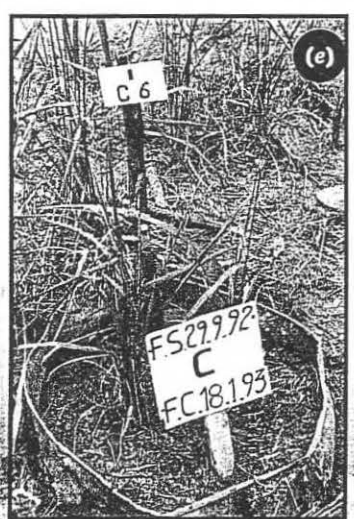
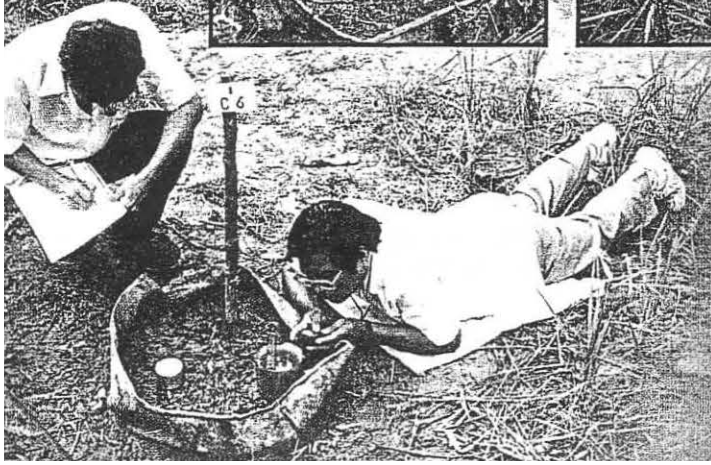


Figure 9. Pour utiliser les vers de terre en agriculture, il faut savoir gérer les matières organiques et les peuplements de vers, comme ici à Yurimaguas, au Pérou. (a) Ramassage de sciure de bois qui servira à des expériences horticoles et dans des plates-bandes spéciales dans lesquelles on produira des vers en grandes quantités. (b) Unités de production en masse du vers de terre *Pontoscolex corethrurus*. (c) Essais avec des plants de tomates après introduction de *Pontoscolex* avec de la sciure et une faible quantité d'azote. (d) Expériences visant à mesurer l'effet de l'introduction de vers de terre sur l'infection mycorhizienne et la croissance de jeunes plants d'arbres en pépinière. (e) (f) Unités expérimentales de l'expérience à échelle moyenne menée sur trois ans ; le témoin (e) contraste avec le traitement (f) avec sciure de bois, engrais vert de légumineuses, résidus de cultures et vers de terre. Noter la différence dans la taille des plantes et l'abondance des graines. (g) Mesure des taux d'infiltration d'eau dans les unités expérimentales. Photos : P. Lavelle.





niques et d'un paillage de légumineuses, se forme une structure favorable macro-agrégée.

- Troisièmement, l'introduction des vers de terre dans les agroécosystèmes modifie les propriétés physiques du sol, en particulier les taux de rétention et d'infiltration de l'eau. L'introduction d'« espèces compactantes » tend à faire baisser la vitesse d'infiltration et à améliorer la capacité de rétention de l'eau, tandis que l'introduction d'« espèces décompactantes » accroît la vitesse d'infiltration et la conductivité hydraulique, et fait baisser la capacité de rétention de l'eau.
- Quatrièmement, la stabilité des structures produites par les vers de terre dans les sols à kaolinite est très élevée et ces structures peuvent durer longtemps dans les sols. À Lamto, par exemple, la durée de vie des déjections était estimée à 26 mois au minimum dans une savane arborée. Dans les traitements sans vers de terre, on a observé la présence de déjections volumineuses et compactes, des mois et même des années après l'élimination des vers. Ainsi, les effets des vers de terre sur les propriétés du sol (en particulier les propriétés physiques et la dynamique de la matière organique) et sur la croissance de végétaux peuvent durer longtemps après que ces invertébrés ont disparu des sols.

Effets sur la matière organique du sol et sur la dynamique des éléments nutritifs

Sous les tropiques humides, les vers de terre qui participent aux processus des sols sont essentiellement endogés,

ingérant quotidiennement plusieurs fois leur poids de terre. Par exemple, dans les savanes humides de Lamto, l'ingestion de sol par les peuplements de vers de terre est estimée entre 600 et 1250 tonnes de sol sec par hectare et par an. Leur activité crée des structures, des turricules et des galeries qui modifient l'agrégation du sol, sa porosité et les connexions entre les pores. La digestion, puis l'incorporation de matière organique non digérée dans les turricules ont des conséquences significatives sur la dynamique de cette matière organique, à différentes échelles de temps, des heures aux mois et aux années. Les effets signalés varient fortement, selon l'écologie de l'espèce et la nature des turricules et des autres structures créées. En conséquence, il faut mener des expériences à grande échelle pour comprendre les effets de l'introduction de vers de terre au fil des années et des décennies, à l'échelle qui compte pour les agriculteurs.

Nous avons testé l'hypothèse générale selon laquelle l'introduction précoce de vers de terre adaptés dans des systèmes agricoles à faibles intrants empêcherait la perte rapide de la matière organique du sol et des éléments nutritifs que l'on observe généralement dans de tels systèmes. Un tel effet résulterait de la protection de la matière organique du sol, non digérée dans la structure compacte des turricules des vers de terre, et d'une utilisation plus efficace des éléments nutritifs libérés dans les turricules frais, suite à la digestion.

Au cours de nos trois années d'expérience sur le terrain, dans la plupart des cas, l'introduction de vers de terre n'a pas empêché l'épuisement des réserves organiques, en dépit de l'augmentation des apports en carbone, due à l'accroissement de la production primaire. On a décelé quelques indices de protection de la matière organique du sol dans les sols mal structurés seulement, comme le carré d'ignames de Lamto (sol tamisé avant l'expérience) et le pâturage de Sainte-Anne, dans les 10 cm de la couche supérieure du sol. L'agrégation provenant des activités passées des vers de terre maintient sans doute une protection de la matière organique après la disparition de ceux-ci ; il faudra mener des expériences à plus long terme pour observer la dynamique du carbone après la disparition des structures héritées des vers.

Dans une parcelle de maïs à Lamto, les vers de terre ont fait augmenter la proportion de matière organique en provenance du paillage de surface incorporé dans le sol de 2,9 à 6,2 %, au cours des trois ans de l'expérience ; à Yurimaguas, on a constaté une tendance inverse au bout de sept ans. Il semble que les activités des vers de terre tendent à faire diminuer les réserves de matière organique, puisque le surplus de carbone incorporé dans le sol (2,9 t/ha en 7 ans) était bien inférieur au coût du métabolisme des vers (estimé à environ 1 t C/ha par an).

Les vers de terre ont des effets significatifs sur la distribution du carbone en fractions granulométriques, provoquant une diminution importante des grosses particules (<50 µm) et une accumulation de petites particules (<2 µm). On ne connaît pas les conséquences de ces transformations pour l'évolution à long terme de la matière organique.

Dans les systèmes de culture à faibles intrants, la diminution des éléments nutritifs ne semble pas entravée par les activités des vers de terre ; à Yurimaguas, cependant, on a observé, au bout des trois ans de la traditionnelle rotation, certains signes d'une meilleure conservation du potassium, ainsi que du phosphore dans un champ de maïs fertilisé.

À l'échelle de nos expériences, les ressources organiques disponibles dans le sol n'ont pas suffi, dans la majorité des cas, à entretenir la biomasse des vers de terre. Cela vient du fait que les grosses particules que les vers semblent digérer plus facilement s'épuisent rapidement. L'entretien d'une population « efficace » (avec une biomasse de 30–40 g de poids vif par m^2) exige des apports de résidus organiques. On pourrait ajouter des déchets végétaux, de préférence mélangés au sol, pour améliorer leur utilisation par les vers de terre ; ces derniers peuvent utiliser les déchets organiques de faible qualité, comme la sciure de bois ou la pulpe de café, pourvu que leur effet sur l'immobilisation d'éléments nutritifs ne nuise pas aux plantes. Un placement judicieux de ces résidus dans le temps et dans l'espace permettrait d'éviter un tel inconvénient. On pourrait aussi sélectionner des cultivars ayant de grands systèmes racinaires, qui fourniraient des ressources organiques nourrissant directement dans le sol les peuplements de vers de terre.

En conclusion générale, on peut dire que la gestion des vers de terre n'est possible que si l'on dispose de suffisamment de carbone pour les nourrir. Tel est le cas, par exemple, lorsque les résidus de récolte sont abandonnés sur place dans l'agroécosystème, ou lorsqu'on apporte de la matière organique fraîche ou des déchets organiques (par exemple, les branchages élagués dans les systèmes agroforestiers). Si une matière organique fraîche ou peu décomposée est présente dans le sol, c'est d'elle que se nourriront d'abord les vers de terre, qui en accéléreront la décomposition. À mesure qu'ils ingèrent ces résidus, ils libèrent des éléments nutritifs dont les plantes peuvent tirer profit. De telles conditions peuvent améliorer la synchronisation entre la demande des plantes et la libération des éléments nutritifs issus de la décomposition des résidus organiques par les vers de terre. Une bonne part des éléments restant dans les résidus non digérés sont incorporés dans la MOS sous des formes chimiquement ou physiquement stabilisées. En conséquence, la gestion simultanée de la matière organique fraîche et des vers de terre permettra au système de culture d'être extrêmement productif dans le court terme et durable dans le long terme. Ce sera le résultat d'une meilleure absorption par les plantes des éléments nutritifs de la matière organique fraîche, et de la mise en réserve des éléments non utilisés dans la matière organique sous des formes chimiquement et physiquement protégées.

TECHNOLOGIES UTILISANT LES VERS DE TERRE

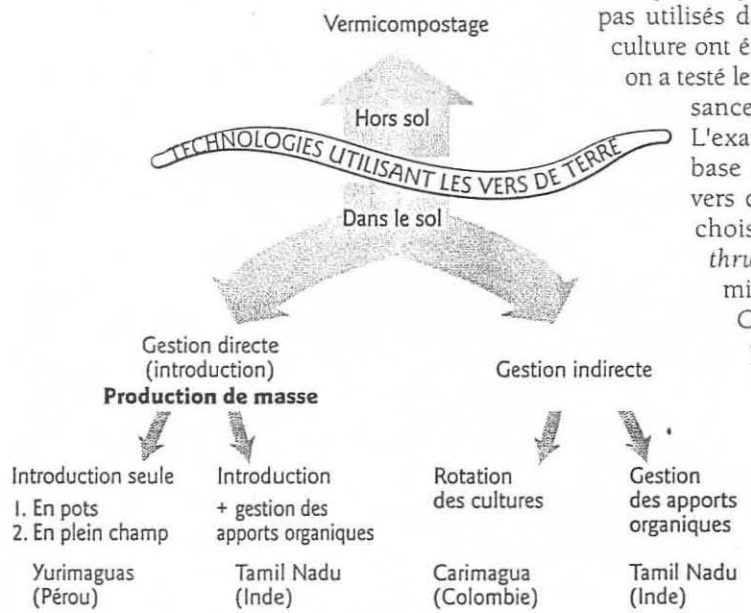
Les effets des vers de terre sur la dynamique des éléments nutritifs et sur la structure physique du sol améliorent beaucoup la croissance végétale et préservent la qualité du sol. Les vers de terre représentent donc, en l'occurrence, une ressource utilisable en agriculture. Les expériences passées ont montré que la réussite des techniques de gestion des vers de terre dépendent du choix des espèces adaptées, de l'apport de matière organique convenant à la nourriture des vers et du maintien d'un minimum de diversité dans les peuplements d'invertébrés. Dans cette optique, on comprend que toutes les techniques doivent gérer conjointement les ressources organiques et

les peuplements de vers de terre (figure 9).

Dans les zones tropicales humides, les technologies incorporant les résidus organiques dans le sol afin de stimuler l'activité des vers de terre endogés existants ou introduits devraient être préférées aux technologies « hors sol » (vermicompostage) qui utilisent simplement les vers de terre pour préparer le compost (figure 10). Le vermicompostage des résidus permet la transformation rapide de résidus frais en un compost qu'on peut rapidement épandre sur le champ. Cependant, on perd une grande quantité de carbone, qui aurait pu servir à entretenir les activités mécaniques des vers de terre et des autres invertébrés vivant dans le sol. Les vers de terre endogés, on l'a vu, participent effectivement à l'humidification de la matière organique, mais ils contribuent aussi beaucoup à la macro-agrégation des particules du sol, à la conservation de la macroporosité et au mélange interne des composés organiques au sol, avec des conséquences possibles sur le maintien à long terme de la fertilité. Le vermicompostage ne devrait être conseillé que lorsque la qualité, la quantité ou l'emplacement des résidus organiques les rendent impropres à l'usage agricole sur place.

Dans le cadre du projet Macrofauna, plusieurs technologies faisant usage des vers de terre dans le sol ont été mises au point. Elles comprennent la production en masse de vers de terre endogés, *Pontoscolex corethrurus*, sur différents substrats, afin de pouvoir procéder à des introductions massives, l'amélioration de la croissance des semis d'arbres en pots dans les pépinières, une nouvelle technique de culture maraîchère reposant sur l'utilisation conjointe de vers de terre et de sciure de bois à Yurimaguas et la biofertilisation des plantations de thé mettant à contribution les vers de terre, du fumier et les restes de la taille des théiers comme substrat énergétique et source de nutriments. La technique de biofertilisation et le système associé de production massive de vers de terre à introduire sont protégés par un brevet déposé au Sri Lanka et dans 16 autres pays. On a travaillé aussi sur des techniques de gestion indirecte à Sainte-Anne (Martinique) et à Carimagua (Colombie) qui cherchent à maintenir des populations de vers de terre actives par des techniques de gestion appropriées du travail du sol et la végétation.

Figure 10. Choix de gestion pour les technologies des vers de terre.



La gestion directe

Ces techniques sont fondées sur l'introduction à grande échelle de vers de terre, ce qui suppose que l'on ait mis au point des méthodes de production massive. Une grande difficulté a consisté à identifier les espèces présentes dans le sol qui pouvaient être manipulées et produites en quantités suffisantes pour permettre une introduction à grande échelle sur le terrain, moyennant un coût raisonnable.

Des résidus organiques de mauvaise qualité qui en général ne sont pas utilisés dans les systèmes de culture ont été mélangés au sol et on a testé leurs effets sur la croissance des vers de terre. L'examen attentif de la base de données sur les vers de terre a permis de choisir *Pontoscolex corethrurus* pour les premières expériences. Cette espèce a pu être produite en grandes quantités : de petits cadres de bois ou de vastes plates-bandes permettaient la production de quelque 12 000 vers (1,6 à 2,8 kg de poids vif) en un an, sur une surface de 1 m^2, grâce à des substrats spéciaux, soit de la sciure (Yurimaguas, Pérou), soit un mélange de bouse de vache et de branches de théier (Tamil Nadu, Inde) enfoui dans le sol (figure 11). Le coût de la production était en moyenne de 24 FF le kilogramme de vers. Cela revient beaucoup moins cher que la collecte manuelle des vers dans les pâturages, où ces espèces abondent (37 FF/kg). Si on établit les calculs sur ces bases, on peut estimer la valeur théorique d'un peuplement actif de vers de terre avec une biomasse moyenne de 400 kg de poids vif par hectare à 10 000 FF, soit le coût de la réintroduction d'une biomasse équivalente dans les unités de culture.

En ce qui concerne les effets, il a été prouvé à Yurimaguas, au Pérou, que les semis d'arbres réagissaient très favorablement à l'introduction de *P. corethrurus* dans les pépinières. Mais l'introduction directe sur le terrain, afin d'améliorer la production, ne peut affecter positivement la croissance végétale que si, dès le début, il y a eu apport d'une importante biomasse (égale à un poids vif de 35 g/m^2). On peut aussi concentrer la masse introduite dans de petites parcelles régulièrement distribuées dans tout le champ. C'est l'option qui a été privilégiée dans les plantations de thé.

Étant donné le coût relativement élevé de la production et de l'introduction des vers de terre, les technologies recourant à cette dernière opération ne peuvent s'appliquer de manière réaliste qu'à des cultures de grande valeur. Les expériences réalisées dans notre projet concernaient des semis d'arbres au Pérou et en Inde, la production de tomates au Pérou et les plantations de thé en Inde.

La gestion indirecte

L'introduction de vers de terre n'étant rentable que si la valeur des cultures en justifie l'investissement, il faut étudier les options de gestion qui maintiennent ces peuplements d'invertébrés à des niveaux suffisants pour qu'ils stimulent significativement la croissance des plantes et participent au maintien de la qualité du sol dans le long terme. Nous avons entrepris deux études. La première vise à gérer l'effet

les activités des vers de terre dans un arrangement spatio-temporel de différents modes de culture, dans une savane naturelle à Carimagua (Colombie), mis en œuvre par le Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). La seconde traite de la dynamique de la recolonisation par des vers d'un vertisol à Sainte-Anne (Martinique), dégradé par 15 années de cultures maraîchères ininterrompues.

Dans les expériences de Carimagua, la juxtaposition des parcelles soumises à des cultures présentant des effets contrastés sur les vers de terre faisait espérer une colonisation de sites peu favorables à partir des sites favorables. Certaines espèces indigènes survivent, surtout si le labour a été effectué de bonne heure pendant la saison des pluies, alors que les vers de terre en diapause sont enfouis très profondément dans le sol et hors d'atteinte de la charrue. La reconstitution des populations dans une parcelle replantée en végétaux favorables aux vers de terre (par exemple, un pâturage amélioré) peut se faire en l'espace de 2 à 4 ans.

À Sainte-Anne (Martinique), on a étudié la dynamique de recolonisation dans un pâturage semé sur un vertisol dégradé. La recolonisation provenait de quelques individus qui avaient pu s'adapter à l'état de dégradation du sol, grâce à une combinaison de sélectivité génétique, de concentration sur les micro-environnements les plus favorables et une plus grande efficacité de croissance et de reproduction. Une réintroduction massive de vers de terre a fortement accéléré l'installation de populations qui était plutôt lente naturellement. Il n'y eut aucun signe prouvant que les activités des vers de terre pouvaient accélérer la reconstitution des réserves organiques. Le seul effet visible de leur présence, au bout de 3 ans, était une différence dans la distribution verticale de la matière organique en profondeur, avec plus de carbone près de la surface et un peu moins à 30 cm de profondeur.

Les choix de développement

Sur les trois techniques qui ont été appliquées avec succès, deux sont prometteuses, bien que de nouvelles

Figure 11. On a obtenu des améliorations significatives de la qualité et de la production du sol dans les plantations de thé du Sud de l'Inde en alliant des interventions mécaniques (tranchées creusées selon les courbes de niveau), l'incorporation dans ces tranchées d'apports organiques de bonne qualité (bouse de vache ou compost) et de faible qualité (branches élaguées), puis l'incorporation de vers de terre dans ces tranchées enrichies. Les techniques ont été mises au point à l'initiative conjointe de l'Orstom, de l'université de Sambalpur et d'une société agro-industrielle, Parry Agro Ltd, puis brevetées. Successivement, (a) Vue de plantations de thé dans le Tamil Nadu, avec (b, c) visite sur place d'un groupe de chercheurs et de gérants de plantations. (c) Expérience dans des plantations de théiers des diverses tranchées destinées à l'incorporation de vers de terre et de matières organiques de bonne et de mauvaise qualité, comme indiqué sur l'écriteau attaché à un arbre. (d) Techniques d'introduction des vers de terre traduites en sanscrit. (e) À Yerpadi (Inde), unités de production en masse de vers de terre destinés à être introduits dans les plantations de thé. Photos : P. Lavelle.

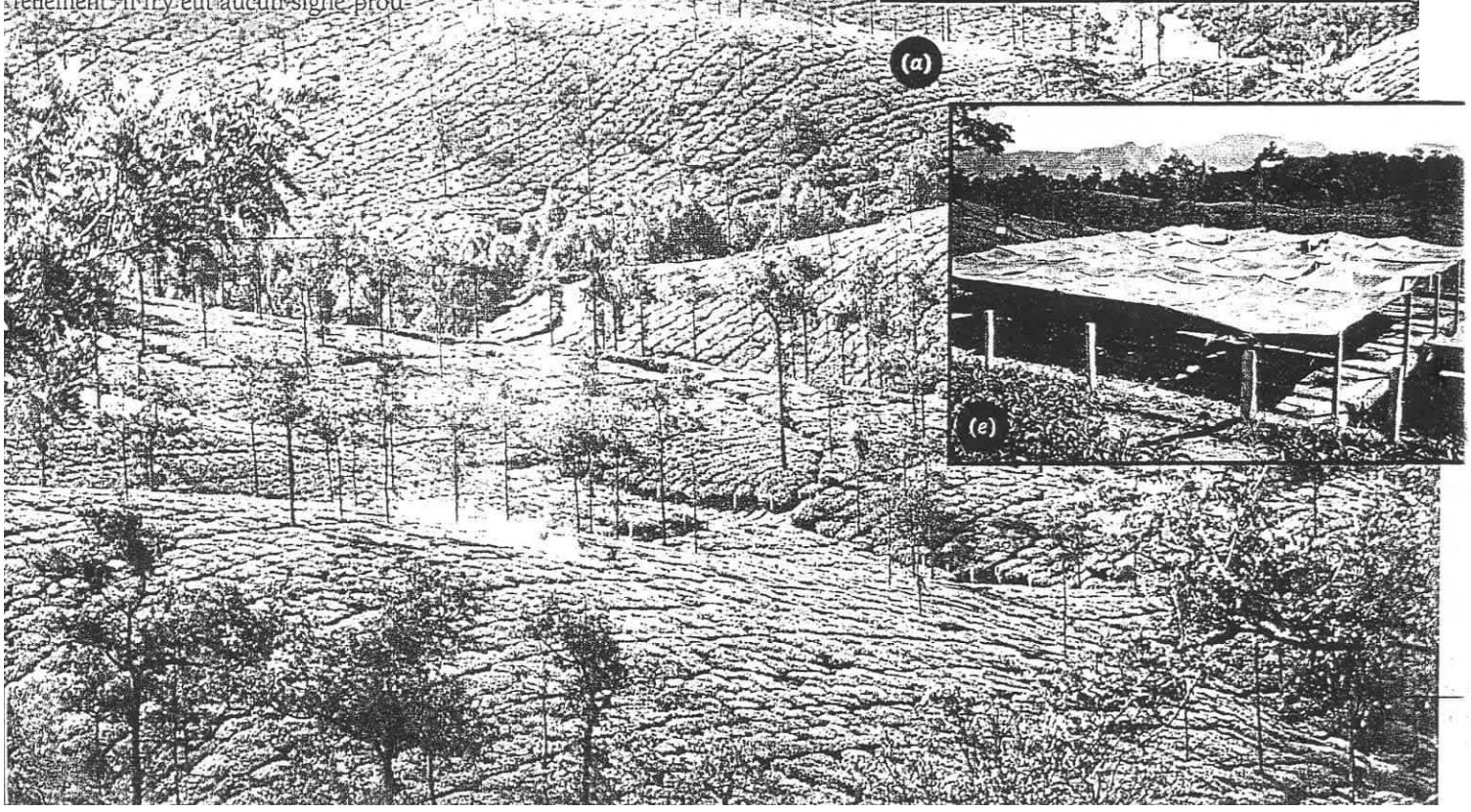
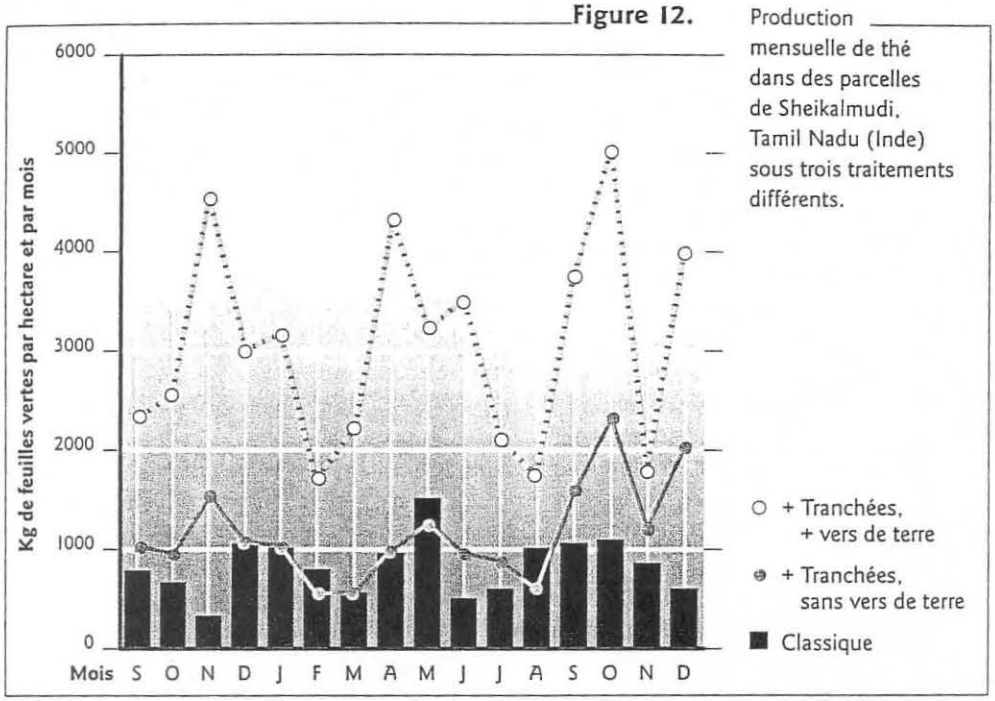


Figure 12. Production mensuelle de thé dans des parcelles de Sheikalmudi, Tamil Nadu (Inde) sous trois traitements différents.



recherches s'avèrent nécessaires avant qu'on puisse en conseiller plus largement l'utilisation.

L'introduction de vers dans des cultures d'arbustes en pépinière a amélioré la croissance de trois des variétés d'arbres sur quatre essayées, et l'infection mycorhizienne a été sensiblement accrue. Il faudra que d'autres expériences évaluent la survie et la croissance de ces arbres lorsqu'ils seront mis en place.

Les tomates (et autres denrées maraîchères) de Yurimaguas (Pérou) ont poussé sur un mélange de sol et de sciure de bois qui avait déjà servi de substrat à la production de vers de terre. On a supplémenté ce substrat avec des éléments nutritifs essentiels (P et, dans une moindre mesure, N) qui faisaient défaut (en utilisant de la fiente de poulet issue des élevages locaux) et on a amélioré la lutte contre les maladies, ce qui devrait accroître la production pour la rendre satisfaisante. Un grand avantage de cette technique vient de ce que l'on se sert de la sciure, produit dérivé de l'industrie du bois qui est peu utilisé ou pas du tout, en Amazonie comme dans d'autres régions.

La troisième technique, pleinement appliquée en Inde, en collaboration avec Parry Agro Ltd, consiste à stimuler la croissance des théiers et à améliorer la qualité du sol (Figure 11). Elle associe une intervention mécanique (on creuse des tranchées le long des courbes de niveau), un apport de matière organique de bonne comme de mauvaise qualité (bouse de vache ou compost, et branches élaguées, respectivement) et l'introduction de vers de terre dans les tranchées où l'on a déversé ces matières organiques. La production est passée de 75 à 240 % et les bienfaits en ont été considérablement accrus, tandis que la qualité du sol était restaurée par les importants apports de matière organique et les activités des vers de terre (Figure 12, Tableau 2). Cette technique est désormais utilisée à grande échelle dans les plantations, sous la surveillance d'un ingénieur. Au mois d'août 1996, l'Orstom, l'université de Sambalpur et Parry Agro Ltd ont déposé un brevet afin de favoriser la commercialisation du procédé.

Tableau 2. Production de thé et estimation coût-bénéfice des différentes techniques mises au point dans les plantations de thé de Sheikalmudi (Tamil Nadu, Inde).

	Classique	Tranchées seules	Tranchées + vers de terre	Tranchées + branches élaguées	Tranchées + vers + branches
Production en kg/ha/an	2306	3104	8377	3132	8667
augmentation (%)	0	+ 34,6	+ 263	+ 35,6	+ 239
Revenu total (dollars/ha)	**2537**	**3414**	**9215**	**3445**	**9534**
Coûts (dollars/ha)					
Engrais chimiques et naturels	121	162	162	205	205
Main-d'œuvre	419	573	1541	602	1600
Gestion des tranchées[b]	–	21[a]	21[a]	21[a]	21[a]
Gestion des vers de terre[b]	–	–	114[b]	312[b]	114[b]
Total des investissements	**540**	**756**	**1837**	**828**	**1940**
Profit intermédiaire[c] (dollars/ha)	**1997**	**2658**	**7378**	**2617**	**7594**
Différence (%) avec la méthode conventionnelle		+ 30	+ 249	+28	+ 260

a. La gestion des tranchées comprend uniquement le coût de la confection des tranchées ; la gestion des vers de terre englobe la production des vers, leur récolte, leur introduction et le comblement des tranchées.
b. Les coûts de gestion des vers de terre et la confection des tranchées sont divisés par 4, puisque cette opération n'est effectuée que tous les quatre ans.
c. Ne concerne pas les autres frais de la société (salaires du personnel et exécutif, bureaux, machines, frais fonciers, etc.)

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les vers de terre constituent une ressource présentant un potentiel de gestion directe et indirecte. La gestion directe suppose des introductions massives de vers de terre provenant de groupes fonctionnels sélectionnés. Du fait du coût élevé de cette opération, elle n'est rentable que pour des cultures de rente importantes, comme les plantations de thé ou les cultures maraîchères. Un brevet a été déposé, portant sur une technique qui associe l'introduction de vers de terre et l'application de résidus organiques de diverses sortes. Sur trois années consécutives, on a constaté une augmentation significative de la production de thé ; on s'attend également à une amélioration à long terme de la qualité du sol, à la suite de sa recapitalisation en matière organique et de la manière dont on favorise l'activité des vers de terre. On pourra aussi développer les techniques de culture maraîchère, faisant usage de résidus organiques de

mauvaise qualité, comme la sciure ou la pulpe de café qui servent de nourriture aux vers de terre et de source de matière organique. Ces techniques favorisent des cultures de grande qualité, et permettent de résoudre les difficultés liées à l'accumulation de déchets organiques mal utilisés, qui posent des problèmes d'environnement. C'est le cas de la sciure de bois, par exemple, qui représente plus de 10 % du volume total du bois extrait du bassin de l'Amazone ; elle est abandonnée le long des fleuves et aux alentours des villes de la région.

Dans la plupart des cas, cependant, la gestion indirecte est préférable si l'on veut maintenir les populations de vers de terre au niveau critique de 30–40 g/m^2, qui assure un accroissement significatif de la production végétale. Les techniques sont principalement fondées sur la gestion des apports organiques et de la végétation, qui doit procurer suffisamment de nourriture aux vers.

Dans tous les cas, il faut accorder une grande attention au maintien d'un minimum de diversité fonctionnelle des peuplements d'invertébrés. Dans certains cas, les pratiques risquent de favoriser le développement excessif d'espèces accumulant des structures biogéniques importantes et compactes (déjections des vers de terre, nids de termites...) et entraînent une sévère compaction des sols. Il est donc important de veiller à la présence d'espèces « décompactantes » qui n'ont guère d'influence sur la croissance des végétaux, mais qui régulent l'abondance des structures compactes en les ingérant et en les découpant en particules plus petites.

À l'avenir, il faudrait favoriser les expériences sur les exploitations mêmes, afin d'encourager les techniques utilisant des vers de terre et des déchets organiques de mauvaise qualité, par exemple chez les horticulteurs et les pépiniéristes. D'autre part, il faudrait comprendre les liens qui existent entre la biodiversité de la faune et le fonctionnement des sols pour assurer la durabilité des systèmes agricoles qui prennent en compte les activités de la faune du sol. Les résultats et l'expérience que l'on tirera d'une recherche en collaboration devraient contribuer à la formulation et à la vérification d'hypothèses particulières. C'est là un pas important vers le développement d'un choix de gestion qui soit durable et qui conserve la diversité des invertébrés occupant les sols.

NOTES ET RÉFÉRENCES

1. Le programme TSBF a été lancé en 1984, sous l'égide de la « Décennie des Tropiques » de l'Union internationale des sciences biological (IUBS) et du programme Man and the Biosphere (MAB) de l'Unesco. Sa mission est de contribuer au bien-être de l'humanité et à la préservation de l'environnement dans les régions tropicales, en favorisant des pratiques améliorées visant à entretenir la fertilité des sols tropicaux par la gestion des processus biologiques et des ressources organiques. Pour d'autres informations, contacter TSBF, c/o UNESCO-Nairobi, UN Complex, Gigiri, P. O. Box 30592, Nairobi, Kenya. Fax : (242) (2) 521159.
2. La figure 1 et l'encadré 1 sont tirés de l'article suivant, qui comporte aussi les références d'autres sources d'information sur l'écologie fonctionnelle des vers de terre : Fragoso, C. ; Brown, G. ; Patrón, J. C. ; Blanchart, E. ; Lavelle, P. ; Pashanasi, B. ; Senapati, B. ; Kumar, T. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. *Applied Soil Ecology*, 6; 17-35.
3. Le laboratoire d'écologie des sols tropicaux de l'Orstom (Bondy, France) jouant le rôle de coordinateur, le projet Macrofauna s'est assuré la coopération de chercheurs venus principalement des institutions suivantes : Centro Internacional de Agricultura Tropical (Cali, Colombie) ; Instituto de Ecología y Systemática, La Havane, Cuba ; Sambalpur University (Orissa, Inde), Laboratoire MOST-ORSTOM (Fort-de-France, Martinique), Instituto de Ecologia (Xalapa, Mexique), Université d'agronomie de Wageningen (Wageningen, Pays-Bas), Estación Experimental San Ramón (Yurimaguas, Pérou), Département de biologie, université du Rwanda (Butare, Rwanda), Departement de zoologie, Universidad Complutense (Madrid, Espagne). Le programme des sols et forêts tropicaux (SOFT) du Ministère français de l'environnement a apporté son soutien au projet, ainsi que plusieurs organisations des pays participants.
4. D'autres informations sur les résultats du réseau Macrofauna sont données dans : (a) Lavelle, P. ; Dangerfield, M. ; Fragoso, C. ; Eschenbrenner, V. ; Lopez-Hernández, D. ; Pashanasi, B. ; Brussaard, L. 1994. The Relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. *In* : Woomer, P. L. ; Swift, M. J. (dir. publ.), *The Biological Management of Tropical Soil Fertility*, p. 137-169. John Wiley & Sons, Chichester. (b) Lavelle, P. (coord.). 1996. *Conservation of Soil Fertility in Low Input Agricultural Systems of the Humid Tropics by Manipulating Earthworm Communities*. Macrofauna Project II. Final Report, octobre 1996. ORSTOM, Laboratoire d'écologie des sols tropicaux, Bondy. (c) Barois, I. ; Lavelle, P. ; Fragoso, C. ; Brown, G. ; Blanchart, E. ; Gilot, C. ; Senapati, B. ; Ortiz, B. ; Pashanasi, B. 1997. The TSBF Macrofauna Network: earthworm management in tropical agroecosystems., *In* : Swift, M. ; (dir. publ.), *The Biology and Fertility of Tropical Soils*. TSBF 1996 p. 10-14. TSBF, c/o UNESCO, Nairobi. (d) Lavelle, P. ; Brussaard, L. ; Hendrix, P. 1998. *Potential Use of Earthworms for Agroecosystems in the Tropics*. CAB International, Wallingford (à paraître).
5. Reynolds, J. 1994. Earthworms of the world. *Global Biodiversity*, 4: 11-16.
6. Ricklefs, R. ; Schuter, D. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago University Press, Chicago.
7. Lavelle, P. 1983. The structure of earthworm communities. *In* : Satchell, J. E. (dir. publ.), *Earthworm Ecology : From Darwin to Vermiculture*, p. 449-466. Chapman and Hall, Londres.
8. (a) Lavelle (1983), voir note 7 ci-dessus. (b) Fragoso, C. ; Lavelle, P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 24 : 1397-1408.
9. (a) Barois, I. ; Cadet, P. ; Albrecht, A. ; Lavelle, P. 1988. Systèmes de culture et faune des sols. Quelques données. *In* : Feller, C. (dir. publ.) *Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes. Effets des restitutions organiques.*, p. 85-96. ORSTOM, Martinique. (b) Lavelle, P. ; Pashanasi, B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia*, 33 : 283-291.
10. Barros, M. E. ; Blanchart, E. ; Neves, A. ; Desjardins, T. ; Chauvel A. ; Lavelle P. 1996. Relação entre a macrofauna e a agregação do solo en tres sistemas na Amazonia Central. *In : Solo/suelo, XII Congresso Latino Americano de Ciencia do solo*. Aguas de Lindoia, S. P., Brésil.
11. Decaëns, T. ; Lavelle, P. ; Escobar, G. ; Jimenez, J. ; Rippstein, G. 1995. Impact of land use practices on soil macroinvertebrate communities in the eastern llanos of Columbia. *European Journal of Soil Biology*, 30 (4) : 157-168.
12. Blanchart, E. ; Lavelle, P. ; Braudeau, E. ; Le Bissonnais, Y. ; Valentin, C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte-d'Ivoire. *Soil Biology and Biochemistry* (sous presse).
13. Barros et al. (1996), note 10 ci-dessus.

Patrick Lavelle est professeur d'écologie à l'université de Paris-VI et directeur du Laboratoire d'écologie des sols tropicaux de l'Institut français de recherche scientifique pour le développement dans la coopération (Orstom). Il s'intéresse à l'écologie fonctionnelle des vers de terre et à leur rôle dans les agrosystèmes tropicaux ; c'est lui qui a coordonné les recherches du programme Macrofauna sur lequel se fonde cet article. Son adresse : Laboratoire d'écologie des sols tropicaux, Orstom, 32, rue Henri-Varagnat, 93143 Bondy cedex, France. E-mail: lavelle@bondy.orstom.fr.

Les auteurs de cet article jouent tous un rôle dans la recherche et le développement de techniques utilisant les vers tropicaux ; ils ont activement participé aux activités de terrain du programme Macrofauna. Voici leurs adresses respectives :

Isabelle Barois, George Brown, Carlos Fragoso, Laboratorio de Suelos, Instituto de Ecologia, AP 63, 91000 Xalapa, Veracruz, Mexique.

Eric Blanchart, ORSTOM, Laboratoire BOST, B.P. 8006, 97259 Fort-de-France, Martinique.

Libjert Brussaard, Wageningen Agricultural University, P.O. Box 37, Wageningen 6700 AA, Pays-Bas.

Thibaud Decaëns, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A.A. 6713, Cali, Colombie.

Juan José Jimenez, Ana Moreno, Departamento Biología, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Madrid 28040, Espagne.

Kanyono ka Kajondo, Département de biologie, Université nationale du Rwanda, B.P. 117, Butare, Rwanda.

María de los Ángeles Martínez, Instituto de Ecología y systemática, Municipio de Capdevilla, Boyeros, BP 8029, Havana 10800, Cuba.

Beto Pashanasi, Estación experimental San Ramón, IIAA, Yurimaguas, Pérou.

Bikram Senapati, School of Life Sciences, Sambalpur University, Jyoti Vihar 768 019, Orissa, Inde.

Cécile Villenave, Orstom, B.P. 1386, Dakar, Sénégal.